

BEITRAG ZUR MORPHOLOGIE UND
BIOLOGIE DER CYNIPIDE *PSEUDEU-*
COILA BOCHEI WELD, EINES
LARVENPARASITEN VON *DROSOPHILA*
MELANOGASTER MEIG

VON

WERNER JENNI

(Aus dem zoologisch-vergleichend anatomischen Institut der Universität Zürich.)

INHALTSVERZEICHNIS.

I. Einleitung	177
II. Beschreibung von <i>Pseudeucoila bochei</i> WELD auf Grund von Funden aus der Schweiz	179
III. Zuchtmethode	185
IV. Fortpflanzung und Entwicklung von <i>Pseudeucoila bochei</i> WELD	187
1. Verhalten der Geschlechter zueinander	187
2. Auffinden des Wirtes	188
3. Legetätigkeit	190
4. Wirtsspezifität	193
5. Entwicklung des Parasiten	200
6. Reduktion der Zahl der Parasitenlarven im Wirt	208
7. Beziehungen zwischen der Wirts- und der Parasitenentwicklung	211
8. Zahl der Nachkommen, Reproduktionsrate	215
9. Geschlechtsbestimmung und Geschlechtsverhältnis	218
V. Einfluss der Überinfektion auf das Geschlechtsverhältnis	220
VI. Wirkungen verschiedener Temperaturen auf den Parasiten	229
1. Einfluss verschiedener Temperaturen auf Eiablage, Entwicklungsdauer, Lebensdauer der Imago und Geschlechtsverhältnis	229
2. Die unterschiedliche Empfindlichkeit auf hohe Temperaturen bei Wirt und Parasit	233
3. Einfluss extremer Temperaturen auf verschiedene Entwicklungsstadien des Parasiten	236
VII. Mutationen von <i>Pseudeucoila bochei</i> WELD	240
VIII. Vergleich mit <i>Phaenocarpa tabida</i> NEES, einer Braconide als Larvenparasit von <i>Drosophila melanogaster</i>	240
IX. Vorkommen von <i>Pseudeucoila bochei</i> und <i>Phaenocarpa tabida</i> in der Schweiz	246
1. <i>Pseudeucoila bochei</i> WELD	246
2. <i>Phaenocarpa tabida</i> NEES	246
X. Schlusszusammenfassung	247
XI. Zitierte Literatur	252

I. EINLEITUNG.

Im Sommer 1942 entdeckte Herr Priv.-Doz. Dr. H. GLOOR, Zürich¹, in Drosophilafangflaschen eine kleine parasitische Wespe, die sich im Laboratorium ohne weiteres auf den Larven von *Drosophila melanogaster* züchten

¹ Für die Überlassung der Zuchten und der ersten biologischen Angaben möchte ich Herrn Priv.-Doz. Dr. GLOOR herzlich danken.

liess. Eine erste Bestimmung führte zur Cynipidengattung *Eucoila*. Eine genauere Bestimmung war zunächst nicht möglich, da es sich um eine noch nicht beschriebene Art zu handeln schien.

Die vorliegende Arbeit wurde auf Vorschlag von Herrn Prof. Dr. E. HADORN¹ im Herbst 1944 in Angriff genommen; die Untersuchungen erstreckten sich bis in den Sommer 1947. Die leichte Züchtbarkeit im Laboratorium schien den Drosophilaparasiten *Pseudeucoila bochei* WELD, wie er von nun an heissen soll, zum idealen Forschungsobjekt zu prädestinieren. Es galt zunächst, dieses Tier auf seine Eignung für experimentelle Möglichkeiten zu prüfen. Dazu mussten Zuchtbedingungen und weitere biologische Eigentümlichkeiten genauer festgelegt werden. In Anlehnung an die Arbeiten von WHITING und seinen Schülern über die Ichneumonide *Habrobracon* sollte u. a. untersucht werden, inwiefern *Pseudeucoila bochei* als Objekt der Vererbungs-forschung in Frage kommen könnte. Aus diesen Gründen wurde nach verschiedenen Richtungen hin experimentiert, zum Teil ohne Erfolg. Morphologie und Entwicklung von *Pseudeucoila* wurden etwas ausführlicher angegeben, wobei manches dem Fachentomologen als selbstverständlich vorkommen mag.

Grössere Arbeiten über die Biologie entomophager Cynipiden konnten in der Literatur keine entdeckt werden. D. KEILIN und G. DE LA BAUME PLUVINEL (1913) beschrieben „Formes larvaires et Biologie d'un Cynipide entomophage *Eucoila Keilini* KIEFFER“. KIEFFER (1902) gibt für die verschiedenen Untergattungen und Arten von *Eucoila* an, dass viele auf Dipteren schmarotzen, deren Larven sich in *Boletus*-Arten entwickeln. Nach KEILIN (1913) ist über die Entwicklung der *Eucoila*-Arten noch sehr wenig bekannt, während einige Beschreibungen neuer Arten aus der *Eucoila*-Gruppe vorliegen, so von KIEFFER (1907), von HEDICKE (1913 u. 1923) und von CAVRO (1928). Von L. H. WELD (1944) erschien eine Beschreibung einer entomophagen Gallwespe *Pseudeucoila bochei* nova species. Diese Beschreibung gelangte leider erst 1947 in meine Hände, denn es zeigte sich sofort, dass diese neu beschriebene Art meiner „*Eucoila*“ sehr ähnlich ist. Die der Beschreibung beigefügten biologischen Angaben von BOCHE wiesen deutlich auf die Möglichkeit hin, dass es sich sogar um dieselbe Art handeln könnte. Nach eingehenden Untersuchungen von Herrn Dr. CH. FERRIÈRE² und Dr. L. H. WELD² stellte es sich dann tatsächlich heraus, dass die von WELD (1944) beschriebene nordamerikanische Art und die von mir untersuchten schweizerischen Funde derselben Art angehören.

¹ Herrn Prof. HADORN möchte ich auch an dieser Stelle für sein grosses Interesse an der Arbeit, für seine wertvollen Ratschläge und auch für seine Mühe den besten Dank aussprechen.

² Den beiden Herren Dr. CHARLES FERRIÈRE, Genève, und Dr. LEWIS H. WELD, East Falls Church, Va. (U.S.A.) sei auch an dieser Stelle für ihr grosses Interesse, ihre Zuvorkommenheit und die heikle, mühevollen Bestimmungsarbeiten der beste Dank ausgesprochen.

Eine kleine Mitteilung des Verfassers (JENNI, 1947) über diese „Schlupfwespe“ ist bereits erschienen. Ich habe ihr damals den vorläufigen Gattungsnamen *Pseudeucoila* kurz beschrieben worden ist. BOCHE hat 1941 die ersten erschienen. Ich verwende nun nach der erfolgten Feststellung der Identität mit der von WELD (1944) beschriebenen und publizierten Art seine Namengebung *Pseudeucoila bochei*, um eine Doppelspurigkeit zu vermeiden, obwohl FERRIÈRE nach persönlicher Mitteilung der Auffassung ist, dass der Gattungsnamen *Eucoila* besser beibehalten worden wäre.

II. BESCHREIBUNG VON *PSEUDEUCOILA BOCHEI* WELD AUF GRUND VON FUNDEN AUS DER SCHWEIZ.

Pseudeucoila bochei WELD gehört zu den entomophagen Cynipiden. Nach DALLA TORRE und KIEFFER (1914) gehört sie zur Gattung *Eucoila* WESTW., Subgenus *Psichacra* FÖRST. Es handelt sich um eine neue Art, die zum ersten Male von WELD (1944) für Funde aus den U.S.A. unter dem neuen Gattungsnamen *Pseudeucoila* kurz beschrieben worden ist. BOCHE hat 1941 die ersten Exemplare von *Pseudeucoila* erhalten und hat WELD zu dessen Beschreibung einige biologische Beobachtungen mitgegeben. BOCHE (1939) hat ähnliche Beobachtungen über *Eucoila drosophilae* KIEFF., eine nahverwandte Art, veröffentlicht. Ich habe nun, wie schon erwähnt, die neue Namensbezeichnung von WELD (1944) übernommen.

Ein morphologischer Vergleich der schweizerischen Funde mit den nordamerikanischen ergab nur kleine Unterschiede, die nach persönlichen Mitteilungen von FERRIÈRE und WELD nicht von Bedeutung sind. Eine kurze Beschreibung und einige Zeichnungen, gewonnen an schweizerischem Material, mögen hier trotzdem am Platze sein. Abb. 1 zeigt Männchen und Weibchen von *Pseudeucoila bochei*.

Körpergrösse: Auf *Drosophila melanogaster* gezüchtete Wespen sind 1,6—2 mm lang, die Männchen sind in der Regel etwas kleiner als die Weibchen. Die grössten Individuen (Weibchen 2,25 mm, Männchen 2,15 mm lang) erhielt ich auf *Drosophila littoralis* und *funnebris*. Diese beiden Arten sind grösser als *Drosophila melanogaster* und stellen dadurch dem Parasiten mehr Nahrung zur Verfügung (SALT 1941). Ich habe nur junge Tiere (1—3 Tage alte) gemessen, nachdem ich sie in Alkohol abgetötet hatte. Alte Individuen sind merklich kleiner infolge Verkürzung des Abdomens nach Verbrauch der Keimzellen, was bis 0,3 mm ausmachen kann. Da die Hinterleibsringe mehr ineinander geschoben sind, werden die Proportionen verändert. Die kleinsten Individuen (Weibchen 1,6 mm, Männchen 1,3 mm lang) stammen aus einer Zucht der kleinen *Drosophila busckii*. Eine „Hungerform“ erhielt ich aus einer sehr kleinen Wirtslarve aus einer überfüllten Zucht; es war ein Männchen

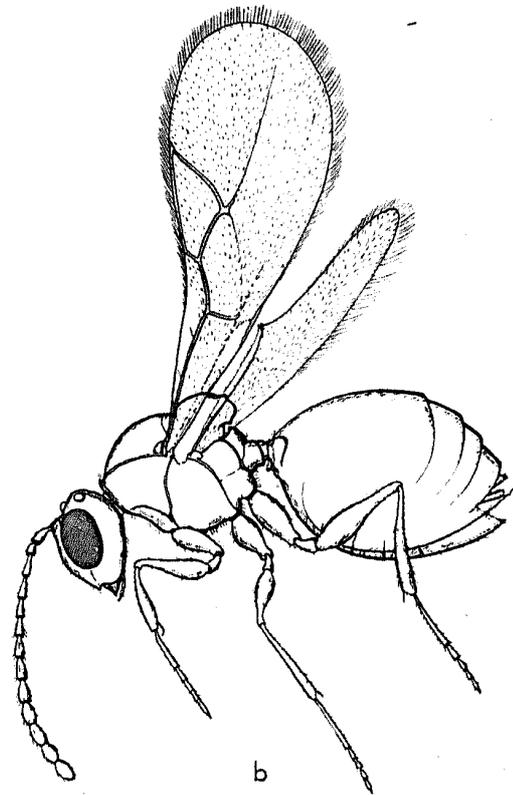
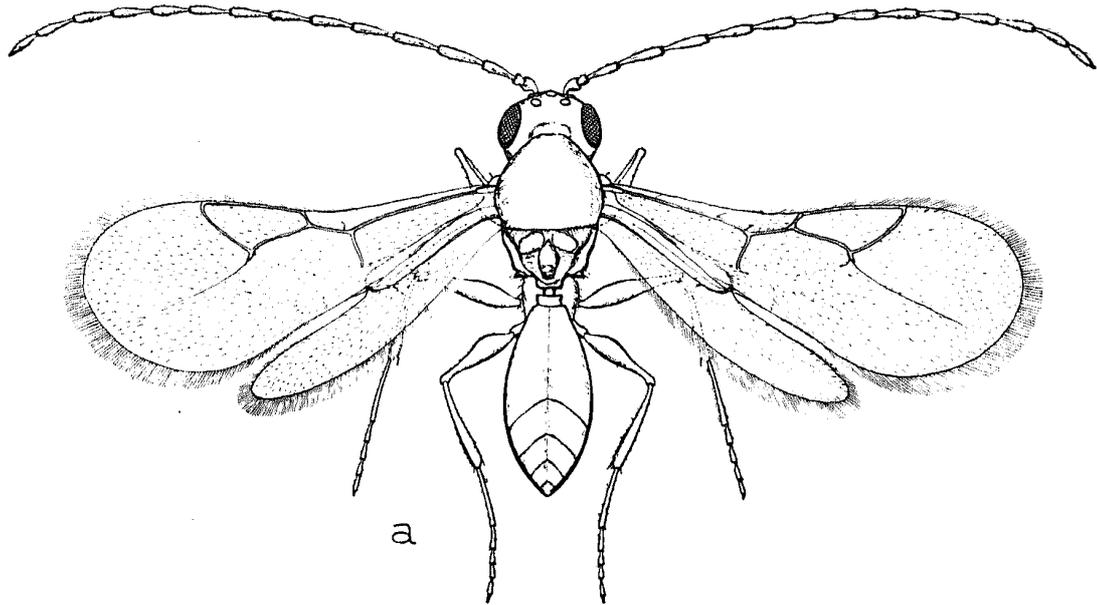


Abb. 1. *Pseudeucoila bochei* WELD.
a Männchen, b Weibchen. Nat. Gr.
2 mm.

mit normalen Proportionen von 1,2 mm Länge. WELD (1944) bekommt für sein nordamerikanisches Material durchwegs etwas kleinere Zahlen (Weibchen 1,5—2,05 mm, Männchen 1,05—1,65 mm). Diese z.T. durch verschiedene Nahrungsmengen (Wirtsgrößen) bedingten Größenunterschiede sind auf keinen Fall von Bedeutung für die Systematik. Heterogonisches Wachstum (SALT 1941) wurde bei den verschiedenen Größen nicht festgestellt, die Proportionen blieben immer dieselben.

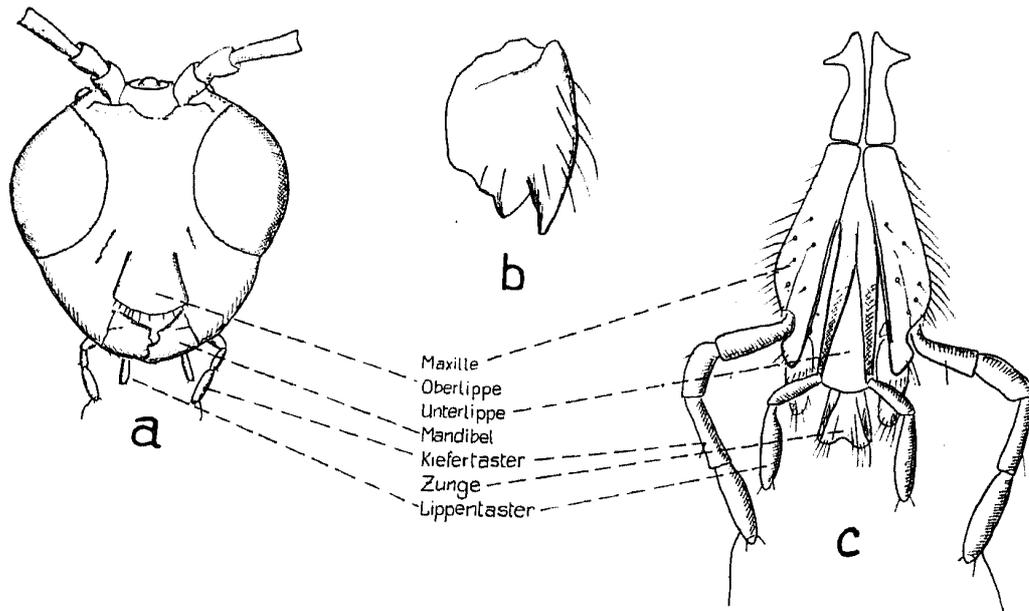


Abb. 2. a Kopf, b Mandibel, c Maxillen von *Pseudeucoila bochei*.

Wenn im Folgenden Zahlen in mm angegeben werden, so beziehen sich diese immer auf ein Individuum von 2 mm Körperlänge.

Farbe: Der Körper ist im allgemeinen dunkelbraun bis schwarz. Beine, Antennen und der ventrale Teil des Abdomens sind hellbraun, besonders bei jungen Wespen. Der Körper erscheint fast nackt; er ist an wenigen Stellen sehr schwach, an Beinen und Flügeln etwas deutlicher behaart.

Kopf: Von vorne betrachtet ist der Kopf (Abb. 2 a) etwas breiter als hoch (0,52/0,50 mm), die Höhe gemessen bis zur Ansatzstelle der Mundwerkzeuge. Die Augen sind gross, ca. $1\frac{1}{3}$ mal so lang wie die Wangenpartie und nackt. Die drei Ocellen sind deutlich ausgebildet. Die behaarten Mandibeln (Abb. 2 b) sind zweizähmig, gelegentlich ist ein dritter Zahn schwach angedeutet. Die Maxillen (Abb. 2 c) sind kräftig entwickelt, behaart und tragen nach aussen einen viergliedrigen Taster. Die Zunge als Vorderende der Lippe ist in der Mitte etwas eingebuchtet und mit Borsten besetzt. Die behaarten **Antennen** sind beim Weibchen 13-gliedrig und ca. $2\frac{1}{4}$ mal so lang wie die Kopfbreite (bei WELD 2,8 mal), die ich hier (wie WELD) als Mass für die Proportionen zum Vergleich gebrauche. Beim Männchen sind sie 15-gliedrig und $5\frac{1}{4}$ mal so lang wie die Kopfbreite (bei WELD 5,2 mal). Von einer deutlichen Keule kann nicht gesprochen werden, obwohl die letzten 6—7 Glieder der weiblichen Antenne etwas verdickt sind. Auf den distalen Gliedern, beim Weibchen auf 6—7, beim Männchen auf 11, finden sich Leisten und Rinnen, Tastleisten nach KIEFFER (1913), Sitz der Geruchsorgane nach WELD (1944). Die Länge der Segmente der Antenne bei Weibchen und Männchen ist in Tab. 1 in mm/100 angegeben. Zum Vergleich sind die unbenannten Verhältniszahlen von WELD mitangeführt.

TAB. 1. Längen der einzelnen Segmente der männlichen und weiblichen Antennen von *Pseudeucoila bochei* (WELD in unbenannten Verhältniszahlen, JENNI in mm/100 nach einem Individuum von 2 mm Körperlänge).

Segment		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Total in mm
Weibchen	WELD	17	8	18	15	14	13	14	16	17	17	16	16	18	—	—	—
	JENNI	11	6	11	10,5	9,3	8,5	9,3	10,5	11	11	10,5	10,5	11	—	—	1,31
Männchen	WELD	24	8	41	51	46	48	49	Weitere Zahlen sind nicht angegeben								—
	JENNI	10	4	17	24	19	19	20	20	19	20	19	19	18	18	17	2,63

Die weitgehende Übereinstimmung fällt auf, die Proportionen sind sehr ähnlich.

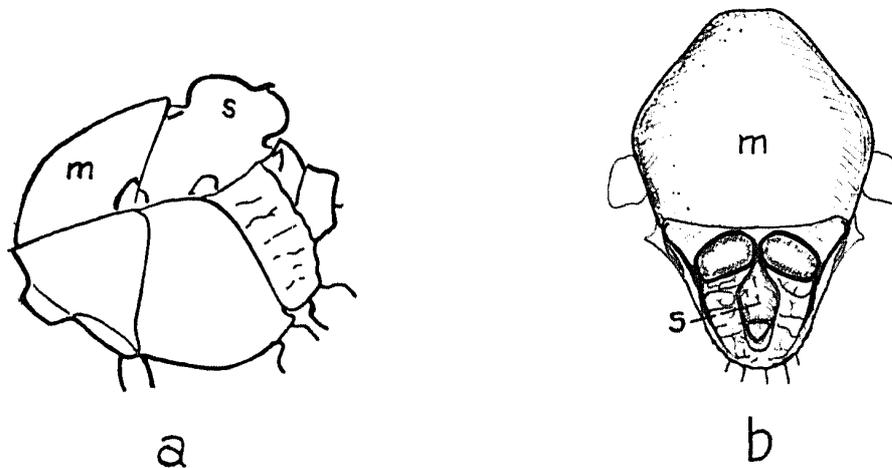


Abb. 3. Thorax, a von der Seite, b von oben (m = Mesonotum, s = scutellum).

Brust: Auf eine vollständige Beschreibung kann hier verzichtet werden. Auffällig und typisch ist die merkwürdige Gestaltung des Scutellums (Abb. 3 a, b). Von der Seite betrachtet zeigt es einen deutlichen Höcker, auf dessen hinterm Abschnitt sich ein kleiner Dorn erhebt. Der vordere Teil des Höckers ist bis zum Dorn von oben napfartig eingedrückt. Vor diesem Höcker liegen zwei basale Gruben. Der übrige Teil des Schildchens erscheint runzelig. Das Mesonotum (Abb. 3 b) ist glatt und ohne Furchen, etwas breiter als lang und bedeckt von oben gesehen mehr als die Hälfte des Thorax. Die Flügel (Abb. 4) sind in beiden Geschlechtern gleich gut entwickelt, durchsichtig und weich behaart und am Rande mit langen Wimpern besetzt. Die Vorderflügel sind etwas länger als der ganze Körper (2,05 mm lang und 0,8 mm breit bei einem Individuum von 2 mm Körperlänge) und ca. 4 mal länger als die Kopfbreite (bei WELD 4,2 mal). Zwei Längsadern sind vorhanden, eine vordere kräftige Subcostalis (sc) und eine hintere, dünne, undeutliche Medialis (me). Beide sind durch eine dicke Querader, die Basalis (ba), verbunden. Die Radialis (ra) entspringt an der Subcostalis distal der Basalis-

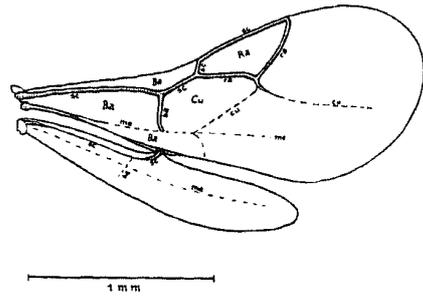


Abb. 4. Vorder- und Hinterflügel. Geäder, ohne Behaarung.

Abzweigung. Sie besteht aus zwei Abschnitten, einem gegen das distale Flügelende gerichteten und einem den Vorderrand des Flügels erreichenden Abschnitt. Die distale Hälfte der Subcostalis und die Radialis umschliessen die Radialzelle (Ra), die völlig geschlossen und ca. 2,4 mal so lang wie breit ist (bei WELD ebenso). Der Vorderrand der Radialzelle ist verstärkt, es ist dies der vierte Abschnitt der Subcostalis. Der erste geht bis zur Abzweigung der Basalis, der zweite bis zur Radialis und der dritte bis zum Vorderrand des Flügels. Dies ist der kürzeste und der erste der längste Abschnitt. Der hintere Abschnitt der Cubitalis (cu) ist sehr schwach und undeutlich ausgebildet und erreicht den Flügelrand nicht; die Verbindung mit dem Knick der Radialis hingegen ist sehr deutlich und stark. Eine kleine dreieckige Zelle, die Areola, die bei andern Cynipiden häufig vorkommt, fehlt hier. Der vordere Abschnitt der Cubitalis, der vom Punkt, wo Basalis und Medialis zusammentreffen, zur Knickstelle der Radialis hinzieht, ist noch schwächer und undeutlicher ausgebildet. Es ist nur eine geschlossene Cubitalzelle (Cu) vorhanden, von Basalis, Subcostalis, Radialis und Cubitalis begrenzt. Vordere und mittlere Basalzelle (Ba) sind vorhanden, eine hintere ist schwach angedeutet. Der schmalere Hinterflügel (1,45 mm lang, 0,25 mm breit) zeigt nur zwei Adern deutlich, die Subcostalis (sc), die ziemlich genau in der Mitte der Flügelänge den Vorderrand erreicht und dort drei Häkchen trägt und die schwächere Basalis (ba), die kurz vor dem Abbiegen der Subcostalis zum Vorderrand von dieser abzweigt und quer bis über die Flügelmitte verläuft. Eine Medialis (me) ist kaum mehr da, eine Andeutung von ihr zeigt die Linienführung der Haare; vor ihr sind sie schräg nach vorn aussen, hinter ihr schräg nach hinten aussen gerichtet.

Die Beine sind schlank. Am distalen Ende der Vordertibia sitzt ein grosser gekrümmter Sporn. Das erste Tarsalglied ist auch hier das längste und trägt einen Putzkamm. Der Sporn der Mittel- und Hintertibia ist kleiner und gerade. Das erste Tarsalglied des Hinterbeines ist so lang oder etwas länger als die übrigen Tarsalglieder zusammen.

Hinterleib: Das Abdomen (Abb. 5) ist seitlich abgeplattet. Tergit I und Sternit I bilden ein ringförmiges Stielchen, den Petiolus. Nach persönlicher Mitteilung von WELD zählen viele Autoren den Petiolus nicht zu den Hinterleibssegmenten. Tergit II ist klein und beim Präparieren nicht von Ster-

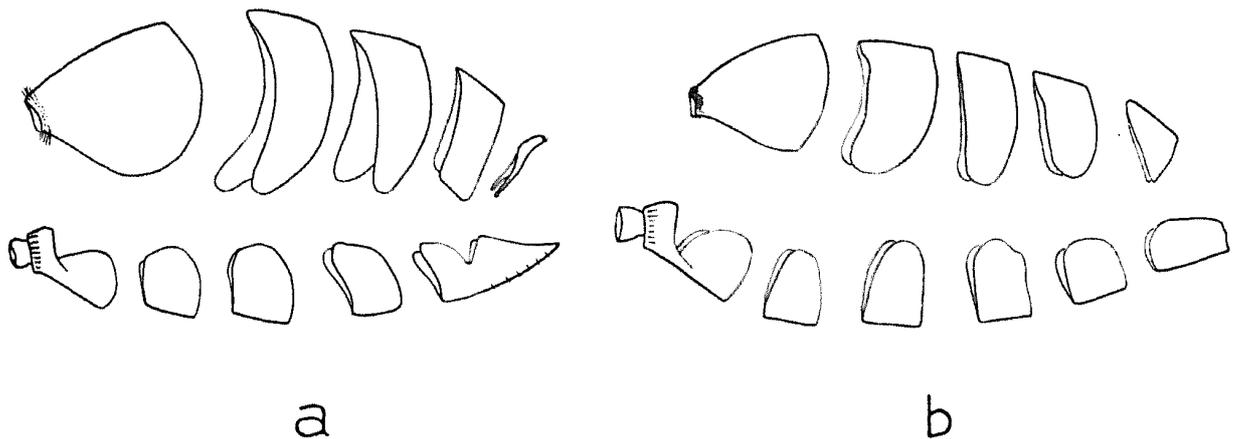


Abb. 5. Tergite und Sternite des Abdomens, a vom Weibchen, b von Männchen.

mit II zu trennen. Tergit III (resp. II ohne Petiolus) ist weitaus der grösste und trägt kopfwärts einen Haarkranz. Er misst, der Rückenlinie nach gemessen, beim Weibchen 0,75, beim Männchen 0,58 mm. Die Tergite IV—VI sind 0,28—0,20 mm lang. Tergit VII ist beim Weibchen nur eine schmale Spange von 0,03 mm, beim Männchen jedoch voll ausgebildet. Die Zahl der Sternite konnte ich nicht klar feststellen, da die Verhältnisse beim Übergang von Thorax zum Abdomen und am Körperende nicht völlig sicher interpretiert werden können. Auf die verschiedenen Auffassungen, die in der Literatur vertreten sind, kann hier nicht eingegangen werden. Zählen wir den Petiolus mit, so kommen wir beim Weibchen auf 6 (ev. 7), beim Männchen auf 7 (ev. 8) Sternite. Die kleinere Zahl der Sternite beim Weibchen ist darauf zurückzuführen, dass der siebente Sternit am Bau des weiblichen Geschlechtsapparates beteiligt ist (Scheidenplatten). Beim Messen der Tergitenlängen können sich grosse Unterschiede ergeben, je nachdem, ob man am mikroskopischen Präparat oder am ganzen Tier misst, wo mehr oder weniger grosse Teile der Tergite ineinander geschoben bleiben und nicht messbar sind. WELDS (1944) Zahlen sind offenbar deshalb stark verschieden von den meinigen.

Der chitinöse Teil des Geschlechtsapparates besteht beim Männchen (Abb. 6 b) aus einem paarigen Gebilde, der Haltezange und einem unpaaren ausstülpbaren Penis. Beim Weibchen (Abb. 6 a) bildet offenbar der letzte Tergit die Afterplatten, darunter liegen die Scheidenplatten (letzter Sternit). Sie bilden die Scheide der Legeröhre und ragen etwas vor. Die Stiletträger sind kompliziert gebaut; am oberen Ende sind sie mit den beiden Stechborsten der Legeröhre in Verbindung, am untern hintern Ende mit den After- und Scheidenplatten. Die Legeröhre wird nur bei der Eiablage aus dem Körper geschoben und krümmt sich in den Hinterleib zurückgezogen in einem weiten Bogen, der fast das Vorderende des Abdomens erreicht. FRÜHAUF (1923) hat Abdomen und Legeapparat phytophager Cynipiden eingehend be-

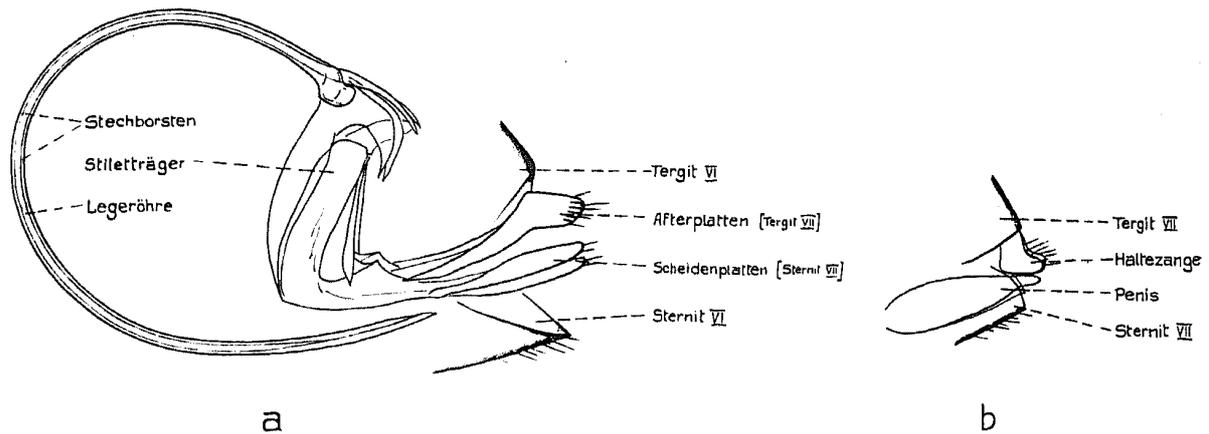


Abb. 6. Hinterende und geschlechtsapparat, a vom Weibchen, b vom Männchen.

schrieben. Die Zahl der Sternite und Tergite ist aber eine andere als bei *Pseudeucoila bochei*.

III. ZUCHTMETHODE.

Als Zuchtgefäße wurden *Drosophila*-Flaschen von 200 ccm Inhalt verwendet. Als Verschluss wurde zuerst der bei *Drosophila*-Zuchten übliche Wattepfropfen gebraucht, welcher sich aber als ungeeignet erwies, da sich die Wespen in den feinen Wattehaaren verfangen. Ein Stoffstück mit Gummiring gespannt und festgehalten erwies sich als günstiger, wohl auch in Bezug auf Gasaustausch. Diese Zuchtflaschen wurden ca. 1—1,5 cm hoch mit *Drosophila*-Standardfutter¹ gefüllt und einige Tropfen aufgeschwemmter Hefe beigegeben. Ein Stück Filterpapier in das Futter gesteckt erwies sich als vorteilhaft. Es bietet den Wespen einen trockenen, nicht klebrigen Aufenthaltsort, vor allem den Wespenmännchen, die das Futter meistens meiden.

In diese so zubereiteten Flaschen wurden ungefähr 15 Fliegen- und 3 Wespenpärchen gesetzt und im Thermostaten bei 23—26° C sich selber überlassen. Nach 6—8 Tagen wurden die Tiere wieder herausgeklopft. Die Zahl der auf diese Weise gezüchteten Fliegenpuppen lag zwischen 200—700. Davon waren meistens 20—70 % parasitiert, sodass eine gute Zuchtflasche nach rund drei Wochen 50—300 Wespen lieferte. Für Massenzuchten verwendete ich auch grössere Schalen mit Glasdeckel. Die Schalen wurden mit einem Filterpapier oder einem Stoffstück zugedeckt und dann erst mit dem Deckel bedeckt. Sie wurden täglich während einiger Zeit gelüftet, um zu verhindern, dass die an den Glaswänden sich verpuppenden Fliegenlarven der grossen Feuchtigkeit wegen wieder ins Futter hinuntergleiten, wo sie häufig zugrunde gehen.

¹ *Drosophila*-Standardfutter: 1 g Agar-Agar wird in 100 ccm Wasser aufgeköcht, dann 20 g Mais und 10 g Zucker mit 50 ccm Wasser zugegeben (ev. mit etwas Hefe gemischt) und wieder aufgeköcht. Diese Menge reicht für 6—8 Zuchtflaschen.

Zur genaueren Errechnung des Schlüpftermines erwies es sich als günstig, Fliegen und Wespen nicht gleichzeitig anzusetzen. Für 24 Stunden wurden viele Fliegen auf das frische Futter angesetzt und dann herausgeklopft. Waren bereits zu viele Eier gelegt, wurden sie auf eine erfolgversprechende Zahl vermindert. Sind nämlich nicht annähernd optimale Futtermengen vorhanden, so verzögert sich die Entwicklung des Wirtes und als Folge davon auch die des Parasiten. Auch entstehen in kleiner bleibenden Wirten weniger fertile oder gar sterile Hungerformen. Nach dem Herausklappen der Fliegen aus den Zuchtflaschen wurden nach weiteren 24—48 Stunden, also zu einem Zeitpunkte, wo die *Drosophila*-Larven zu schlüpfen beginnen oder schon geschlüpft sind, die Wespen zugegeben.

Zu feuchtes Futter ist zu vermeiden, da die nach Larven suchenden Wespenweibchen leicht ankleben oder ertrinken. Auch fördert die grosse Feuchtigkeit das Gedeihen von Schimmelpilzen. Durch Beigabe von Nipagin (10 %-ige Alkohollösung, 1 % des Gesamtvolumens des Futters) kann dies zwar verhindert werden, doch ist Nipagin nachteilig für die Wespenzucht. Nipagin ist übrigens auch nicht notwendig. Ich konnte in völlig verpilzten Zuchten feststellen, dass fast alle Wespen in parasitierten *Drosophila*-Puppen sich ohne Schaden entwickeln konnten, während die unparasitierten Fliegenpuppen zum grössten Teil den Schimmelpilzen zum Opfer fielen. Der Parasit scheint gegen die Verpilzung über Abwehrstoffe zu verfügen, die sein Wirt nicht besitzt. Diese Eigenschaft hat positiven Selektionswert.

Ferner sollten die Zuchten vor Milbenbefall behütet werden, was durch verschiedene Mittel mehr oder weniger erreicht werden kann. Erste Voraussetzung ist, dass schon die angesetzten Fliegen und Wespen milbenfrei sind. Ferner muss die nachträgliche Einwanderung von Milben in die Zuchtflaschen verunmöglicht werden. Das erste kann durch Auswahl von milbenfreien, unter der Binokularlupe kontrollierten Tieren erreicht werden. Bei den Wespen ist dies nicht immer einfach, da die Milben die Wespen bereits innerhalb des Pupa-riums, kurz vor deren Schlüpfen befallen, indem sie durch die von den Wespen schon zum Schlüpfen herausgebissenen Löcher eindringen; dies geschieht oft in solchen Massen, dass die Wespen am Schlüpfen gehindert werden. Ob die Milben, — es sind dieselben auf Fliegen und Wespen —, sich als Parasiten benehmen und den Wirten Säfte entziehen oder nur als Epizoen Fliegen und Wespen als Transportmittel zu neuem Futter benutzen, war zunächst unklar. Das zweite ist sicher, denn es gelingt ohne weiteres, Wespen und Fliegen von Milben zu befreien, indem man sie auf frisches Futter setzt. Innert einer halben Stunde verlassen die Milben die Fliegen und die Wespen. PERRON (1949, unveröffentlicht) u. a. haben festgestellt, dass die Milbengeneration, die auf Fliegen und Wespen sitzt, überhaupt nicht fressen kann, da die Mundwerkzeuge verkümmert sind. Es handelt sich um eine „Transportform“ (Deutonympe) der Milbe *Histiostoma genetica* STOLPE. Es fällt auch auf, dass in

alten Zuchten mit offenbar ungeniessbar gewordenem Futter, Fliegen und Wespen oft voller Milben sind, während dies in frischen Zuchten nicht der Fall ist. In ganzen Klumpen bedecken die Milben Fliegen und Wespen, sodass diese am Fliegen, Gehen und Fressen behindert und damit sehr geschwächt werden oder zugrunde gehen. Eine Methode zur Fernhaltung der Milben erweist sich als erfolgreich: Parasitierte Drosophilapuppen werden aus den Zuchtflaschen herausgewaschen und isoliert, oder alles Futter wird aus der Flasche entfernt. Die Puppen werden nun trocken weitergezogen, was ihnen nichts schadet; vereinzelt Milben können noch entfernt werden. Da Trockenheit die Entwicklungsgeschwindigkeit etwas verzögert, ungefähr um einen Tag bei 25° C Zuchttemperatur, und die sich entwickelnden Individuen etwas kleiner werden, kann ein feuchtes Filterpapier beigegeben werden. Das Einwandern von Milben in die Zuchtflaschen kann verhütet werden durch sorgfältiges Reinhalten des Thermostaten und durch grosse Distanz von bereits vermilbten Fliegen- und Wespenzuchten. Das Einstellen der Zuchtflaschen in Seifenwasser mit etwas Lysol ist nicht empfehlenswert und auch unbequem. Die Feuchtigkeit der Thermostatenluft wird zu gross.

Ein weiterer Mitbewohner der Drosophilazuchten ist ein kleiner Nematode *Anguillula zymosiphila* nov. spec. BRUNOLD (BRUNOLD, 1949) ein naher Verwandter des Essigälchens. Er kann auf die Wespenzucht schädigend wirken, indem er bei dem oft massenhaften Auftreten im Futter in die Atemröhren der Drosophilapuppen eindringt und in ganzen Strängen diese völlig verstopft. Ferner ist er ein Futterkonkurrent der Fliegenlarven. Seine Exkremente verändern den Chemismus des Futters sehr rasch, was an dem unangenehm auffallenden „Schweissgeruch“ (Buttersäure?) bemerkbar wird. Da diese Nematoden ebenfalls von den Fliegen und Wespen von Futter zu Futter übertragen werden, ist es schwierig, sie aus den Zuchten zu entfernen, wenn sie einmal aufgetreten sind, doch kann man durch raschen Futterwechsel wieder zu „wurmlosen“ Zuchten gelangen. Sowohl Milben wie Nematoden können auch durch Wildfliegen in Zuchten eingeschleppt werden.

IV. FORTPFLANZUNG UND ENTWICKLUNG VON PSEUDEUCOILA BOCHEI WELD.

1. VERHALTEN DER GESCHLECHTER ZUEINANDER.

Männchen und Weibchen sind sofort nach dem Schlüpfen zur Kopulation bereit. Die Männchen, die bei 25° C Zuchttemperatur rund zwei Tage vor den Weibchen schlüpfen (S. 207), scheinen ihrem Benehmen nach (siehe weiter unten) die noch nicht geschlüpfen Weibchen schon durch die Wandung des Wirtspupariums zu erkennen, vermutlich auf geruchlichem Wege mittels ihrer

Antennen. Männchen, denen die Antennen bis auf die ersten beiden proximalen Glieder, die ohne Geruchsorgane sind, abgeschnitten wurden, kopulierten nicht; die Weibchen blieben unbesamt, deren Nachkommenschaft bestand aus lauter Männchen. Die Verletzung ist aber vielleicht derart schwer, dass die Männchen, auch ohne dass die Antennen bei der Kopulation eine Hauptrolle spielen müssen, nicht kopulieren. Im Versuche starben einige nach wenigen Stunden, länger als 48 Stunden überlebte keines die Amputation. Allerdings versuchten Männchen, denen ein Bein abgeschnitten worden war, noch zu kopulieren; ebenso solche mit nur einer oder gar nur einer halben Antenne. Dieses Verhalten spricht dafür, dass die Antennen zur Kopulation notwendig sind, und die Verletzungen durch die Amputation für diesen Akt zunächst nicht massgebend sein können. Ein Fehlen der Antennen und damit der Geruchsorgane verunmöglicht es offenbar den Männchen, ein Weibchen als solches zu erkennen, die Stimulation zur Kopulation bleibt aus. Eine halbe Antenne genügt jedoch noch zur Wahrnehmung des Weibchens und zur Stimulation.

Auf welche Weise ein Männchen ein Weibchen aus der Ferne findet, wurde nicht untersucht. In den Zuchten ist ein Zusammentreffen der Geschlechter immer gewährleistet durch den kleinen verfügbaren Raum und die grosse Besiedlungsdichte. Trifft ein Männchen auf ein Weibchen, so sucht es dieses sofort zu besteigen und beginnt die Antennen zu drehen. Die Fühlerspitze beschreibt dabei einen Kreis. Sie bewegt sich nach vorn herunter, unten durch und hinten wieder herauf, die Bewegung alterniert rechts-links. Während das Männchen die Fühler dreht, sucht es mit der Abdomenspitze diejenige des Weibchens zu erreichen, dabei beginnt es mit den Flügeln zu schwirren. Das ganze Gebaren sieht so aus, als ob damit das Weibchen stimuliert werden sollte. Die Kopulation dauert nur wenige Sekunden. Oft verlässt das Männchen das Weibchen ohne zu kopulieren, vermutlich ist dann das Weibchen schon besamt und nicht mehr zur Kopulation bereit. Irrtum in der Geschlechtererkennung scheint auch vorzukommen, denn öfters sucht ein Männchen ein anderes zu besteigen und beginnt mit den Fühlern zu drehen und mit den Flügeln zu schwirren. Es ist dies wahrscheinlich eine Wirkung der Massenhaltung in den Zuchten. Die beschriebenen Bewegungen werden auch schon auf Puparien, in denen sich schlüpfreife Wespen befinden, ausgeführt.

2. AUFFINDEN DES WIRTES.

In meinem Arbeitszimmer (5 mal 5 m mit zwei Fenstern) wurden bei 17° C 180 Pseudeucoilaweibchen freigelassen und zwei offene gut riechende, schon mit geschlüpften Drosophila-Larven besetzte Futterflaschen aufgestellt. Die erste Flasche auf der Fensterbank, die zweite in 50 cm Abstand vom Fenster auf dem Arbeitstisch. Innert 24 Stunden fanden sich nur fünf Weibchen in der Flasche auf der Fensterbank ein, in der andern keine, während einige

frei herumfliegende *Drosophilae* die Flasche auf dem Tische bevorzugten. Die übrigen Wespen sassen alle an den Fensterscheiben. Die Phototaxis dominierte offensichtlich über die Anziehungskraft der Wirtskulturen. Dass das Auffinden der Wirtflaschen ohne Beteiligung der Augen gelingt, zeigten *Pseudeucoila*-Weibchen, die im dunklen Thermostat offen hinein gestellte Futterflaschen fanden. Dabei mussten sie zuerst die Lüftungslöcher des Thermostaten finden und dort hineinkriechen. Durch diese Öffnungen drang der die Wespen anlockende Geruch heraus ins Zimmer. Weitere Untersuchungen wurden jedoch keine angestellt.

JACOBI (1938) hat Experimente über das Auffinden des Wirtes durch die Zehrwespe *Mormoniella vitripennis* eingehend beschrieben. Dieser Schmarotzer benutzt als Wirt die Puppen der Fliegengattungen *Calliphora*, *Lucilia*, *Phormia* und *Sarcophaga*. JACOBI kommt zum Schluss, dass bei Versuchen störende optische Reize ausgeschaltet werden müssen. Dieses Ergebnis deckt sich mit meiner oben erwähnten Beobachtung. Ferner ist für die Zehrwespe der Geruch der Zersetzungsprodukte, die beim Verzehren des Fleisches durch die Fliegenlarven entstehen, notwendig als Anziehungsmittel für den Parasiten. Da das Auffinden auch im Dunkeln funktioniert, geschieht offenbar die Orientierung auf chemischem Wege. JACOBI hat die Sinnesorgane lokalisiert und dabei festgestellt, dass auch Tiere mit vollständig amputierten Antennen ihre Wirte auf kurze Distanz noch finden konnten, da sich auch Chemorezeptoren auf den Kiefertastern befinden. Diese Nahorientierung gelingt auch *Pseudeucoila*-Weibchen, die trotz amputierter Antennen noch Eier in die Wirtslarven legten, allerdings in weit geringerem Masse als normal, wie das Zuchtergebnis dann zeigte. Sie vermochten also die Wirtslarven aufzuspüren. Die Männchen kopulierten auch mit diesen „amputierten“ Weibchen.

Ist das Futter gefunden, wandern die Wespenweibchen auf dem Futter umher und gewegen langsam die Fühler, ohne das Futter damit zu berühren. Frei auf der Oberfläche oder an den Glaswänden kriechende *Drosophilalarven* — es sind dies meist verpuppungsreife — werden wohl nur ausnahmsweise angestochen. Ich konnte dies kein einziges Mal beobachten.

Hat die Wespe eine im Futter liegende, oft ganz unsichtbare Larve aufgespürt, senkt sie den Hinterleib und beginnt mit dem ausgestreckten Legestachel im Futter herum zu stochern. Die Fliegenlarven werden offenbar nicht immer erwischt oder belegt. Unmittelbar nach einem beobachteten Stechakt aus dem Futter geholte und seziierte Larven enthielten in vielen Fällen kein Parasitenei. Häufig war an der mit dem Legestachel bearbeiteten Futterstelle gar keine *Drosophila*-Larve zu finden. Da die Wirtslarven in den Zuchtschalen in grosser Menge (mehrere Hundert) vorhanden sind, ist durchaus möglich, dass dadurch die Nahorientierung für die Wespe etwas gestört wird, weil es wohl überall in der Schale „nach Wirtslarven riecht“.

JACOBI (1938) hat diese Nahorientierung für *Mormoniella* ebenfalls ein-

gehend untersucht und kommt u. a. zum Schluss, dass der Legestachel auch Chemorezeptoren enthalten muss. Für *Trichogramma evanescens* ist dies von SALT (1939) nachgewiesen, hingegen braucht diese Wespe für die Orientierung auf grössere Distanz ihre Augen.

Der Legestachel scheint also Sinneszellen zu tragen, die durch bestimmte chemische Stoffe gereizt werden und eine entsprechende Reaktion auslösen. Ist eine Larve gefunden und angestochen, verharret das Weibchen einige Sekunden mit gesenktem Hinterleibe und verlässt dann mit eingezogenem Legestachel die Futterstelle, wo sich die Wirtslarve verkrochen hat.

Weitaus die meisten Fliegenlarven werden im hintern Körperdrittel angestochen (S. 215). Dies hängt wohl damit zusammen, dass die Fliegenlarven ihre Hinterleibsstigmen an die Futteroberfläche strecken, um zu atmen, und dadurch den Hinterkörper stärker exponieren, während der Vorderleib tief im Futter steckt.

3. LEGETÄTIGKEIT.

SCHMIEDER und WHITING (1946) geben für die Zehrwespe *Melittobia* an, dass die Weibchen erst nach Stimulation durch Begattung mit der Eiablage beginnen. Unbesamt gebliebene Weibchen sollen höchstens einige wenige Eier legen. *Pseudeucoila bochei* beginnt dagegen mit der Legetätigkeit sofort nach dem Schlüpfen, auch wenn sie nicht besamt ist. CAUDRI (1941) hat dasselbe für die Braconide *Alysia manducator* festgestellt. Es tritt also keine Verzögerung in der Eiablage auf, die Weibchen scheinen nicht auf die Männchen zu warten.

Bei Dunkelheit wird die Legetätigkeit eingestellt (bei Nacht und bei künstlicher Verdunkelung im Versuch), obwohl sich die Wespen im Dunkeln auch zu orientieren vermögen (S. 189). Werden den Wespen alle zwei Stunden frische Wirtslarven vorgesetzt und diese danach sezirt, so kann man feststellen, dass die Eiablage gegen Abend abnimmt, bei Nacht aufhört und am andern Morgen erneut ansteigt. CAUDRI (1941) erwähnt für *Alysia*, dass sie im Winter bei Lampenlicht zu erhöhter Legetätigkeit angeregt werde.

Treffen *Pseudeucoila*-Weibchen bei ihrer Suche nach Wirten aufeinander, so lassen sie sich völlig unbehelligt. Nach JACOBI (1938) bekämpfen sich die Weibchen der Zehrwespe *Mormoniella vitripennis*, wenn sie sich auf derselben Wirtslarve begegnen, wobei sie sich Beine und Antennen abbeissen sollen.

Aus einem *Drosophilapuparium* schlüpft immer nur eine *Pseudeucoila*. Sezirierte Wirtslarven enthielten aber je nach Zuchtbedingungen mehr oder weniger häufig mehr als ein Ei. Auch KEILIN (1913) fand in den Wirtslarven, die von *Eucoila keilini* infiziert waren, gelegentlich zwei Eier, obwohl auch bei *Eucoila keilini* nur ein Keim zur Entwicklung

gelangen kann. Damit stellt sich die Frage, ob eine *Pseudeucoila* eine infizierte Wirtslarve von einer nicht infizierten überhaupt zu unterscheiden vermag. SALT (1939) gibt für *Trichogramma evanescens* an, dass dieser Parasit diese Unterscheidung machen könne, während CAUDRI (1941) diese Fähigkeit bei *Alysia manducator* nicht vorfindet. Für die letzte Art ist dies eigentlich selbstverständlich, da sich *Alysia* in ihrem Wirte *Calliphora* auch in vielen Exemplaren voll zu entwickeln vermag.

Um dieses Unterscheidungsvermögen für *Pseudeucoila bochei* näher zu untersuchen, wurde in verschiedenen Versuchen das Zahlenverhältnis zwischen Wirtslarven und den sie mit Eiern belegenden Wespen verändert. Dadurch wurde ein verschiedener Parasitierungsgrad erreicht. Tab. 2 wiedergibt die Resultate einer solchen Versuchsreihe. Der Parasitierungsgrad wird hier ausgedrückt durch eine Zahl, die angibt, wieviel mal mehr Wirtslarven als eierlegende Parasiten im Versuche angesetzt worden sind bei gleichen übrigen Bedingungen. Wenn genügend Wirtslarven vorhanden sind, werden die

TAB. 2. Verteilung der Parasiteneier auf die Wirtslarven bei verschiedenen Parasitierungsgraden.

Versuche	Zahl der Wirte	Zahl der angesetzten Wespen	Parasitierungsgrad als Verhältnis Wirt/Parasit	Eizahl pro Larve								Eizahl pro Wespe	
				0	1	2	3	4	5	6	12		
I	82	2	41	46	33	3	—	—	—	—	—	—	20
II	60	10	6	2	27	23	7	1	—	—	—	—	10
III	20	6	5	8	5	11	3	2	—	1	—	—	9
IV	5	10	0,5	—	—	—	2	—	2	1	—	—	3
V	1	10	0,1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1

Eier zufallsmässig verteilt (Poissonverteilung), wie dies auch Abb. 7 zeigt. Die Parasiten vermögen also bereits infizierte Larven von nichtinfizierten zunächst nicht zu unterscheiden, sie legen auch in bereits infizierte. Die Zahl der pro *Pseudeucoila* gelegten Eier sinkt bei geringerer Wirtezahl, diese wenigen Wirtslarven werden aber viel stärker belegt. Aus dem Sinken der Zahl der abgelegten Eier kann allerdings der Schluss gezogen werden, dass *Pseudeucoila* eine sehr stark infizierte Larve von einer schwach oder gar nicht infizierten zu unterscheiden vermag. Das Absinken der Eizahl wird aber wahrscheinlich auch noch dadurch bedingt, dass die Wespen auf ihrer Suche nach Wirten bei geringerer Wirtezahl pro Zeiteinheit auf viel weniger Wirte stossen als bei grossem Angebot. In den Versuchen IV und V ist deshalb die Infektionsdauer (gegenüber 2—3 Stunden bei den Versuchen I—III) auf 10—12 Stunden verlängert worden, allerdings ohne feststellbare Verbesserung der Legerate.

Das Maximum an Parasiteneiern in einer Wirtslarve wurde mit 16 festgestellt.

Die Resultate einer andern Versuchsreihe (S. 230) sind in Abb. 7 graphisch dargestellt. Die Verteilung der Parasiteneier auf je 25 Wirtslarven bei acht verschiedenen Parasitierungsgraden ist in Kurven aufgetragen worden. Die Zahl der eierlegenden Wespen, die Infektionsdauer und die Temperatur brauchen in dieser Darstellung nicht berücksichtigt zu werden, da die Kurven einfach den Infektionsgrad einer Population wiedergeben, gleichgültig unter welchen Bedingungen er entstanden ist. Das Kurvenbild entspricht ungefähr der POISSON'schen Verteilungskurve bei „seltenen Ereignissen“ (LINDER 1945, S. 84) und spricht ebenfalls dafür, dass die Verteilung der Eier vom Zufall abhängig ist. Nur bei starker Überinfektion¹ tritt eine Hemmung in der Eiablage auf. *Pseudeucoila* neigt also unter bestimmten Umständen zu Superparasitismus (S. 228), obwohl dieser zu keinem Erfolge führen kann.

Diese Überinfektion kommt aber nicht dadurch zustande, dass die Wespen bei Wirtmangel aufs Mal mehr als ein Ei ablegen, sondern durch das wiederholte Zusammentreffen mit einem bereits infizierten Wirt, der erneut mit einem Ei belegt wird. Dies ist eigentlich selbstverständlich, denn die Wespe kann es nicht zum voraus merken, dass nicht genügend Wirte zur Verfügung stehen. Sie unterscheidet sich jedoch darin von der Braconide *Phaenocarpa* (S. 242), die sehr häufig den Wirt aufs Mal mit vielen Eiern belegt, wie dies mit grösster Wahrscheinlichkeit aus Sektionsbefunden geschlossen werden konnte.

Will man aus Zuchtresultaten auf die stattgefundene Legetätigkeit rückschliessen, so muss man selbstverständlich berücksichtigen, dass die Weibchen rund zwei Tage länger zur Entwicklung brauchen als die Männchen bei Temperaturen zwischen 23—26° C. Das Maximum der Eiablage kann nun annähernd festgestellt werden, indem man die Zahl der an einem Tage geschlüpften Männchen und die Zahl der zwei Tage später geschlüpften Weibchen zusammenzählt, da sie in der grossen Mehrzahl vom selben Legetag stammen. Es fehlen allerdings in dieser Zahl die während der Entwicklung zugrunde gegangenen Keime.

Die auf diese Weise errechneten Maxima der Legetätigkeit verteilen sich z. B. in 10 kontrollierten Zuchten bei 25° über die ganze Legezeit, vom ersten bis zum letzten Lebenstag der angesetzten Wespen. Es besteht also offenbar für die eierlegenden Wespen kein „Legezwang“ in einem bestimmten Alter. Weitere Versuche bestätigen diese Annahme (S. 216).

¹ Wird von Parasiten derselben Art in einen Wirt mehr als ein Ei gelegt, obwohl sich immer nur eines dieser Eier zum fertigen Parasiten entwickeln kann, so wird dies mit *Überinfektion* bezeichnet (S. 220).

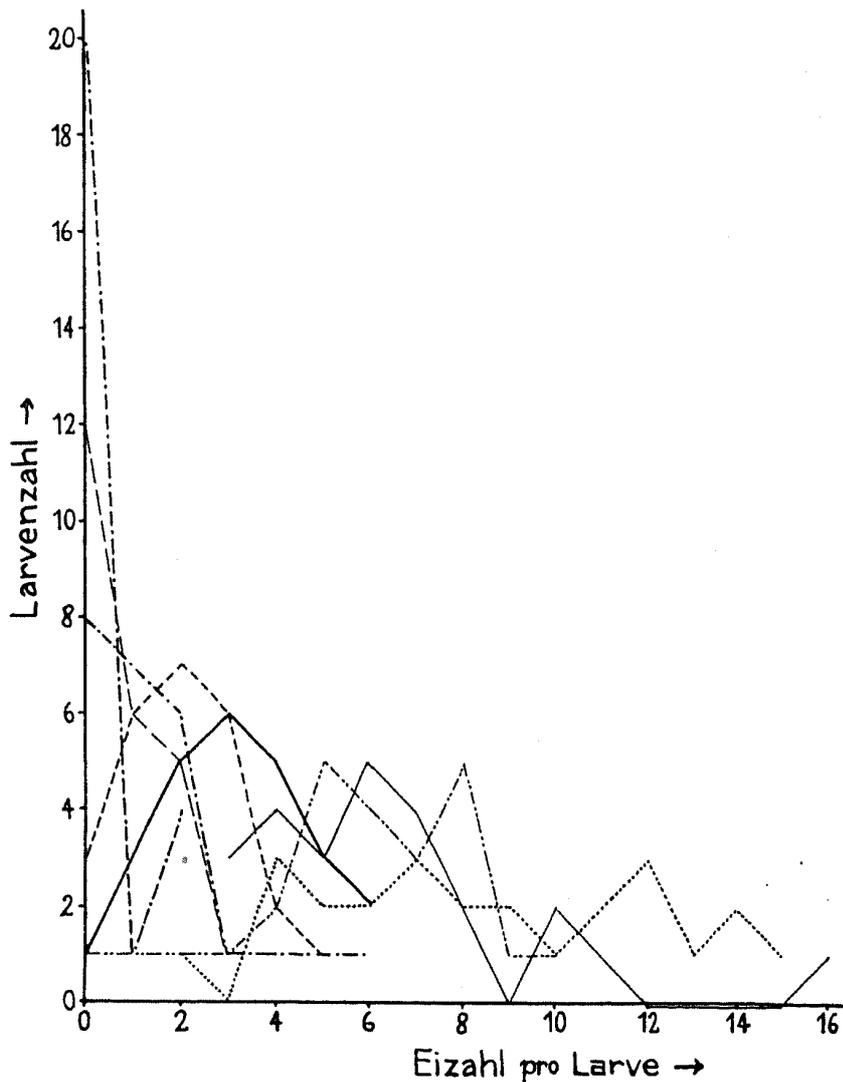


Abb. 7. Verteilung der Parasiteneier auf je 25 Wirtslarven bei verschiedenen Parasitierungsgraden. Resultate von acht Versuchsreihen in Kurven aufgetragen (POISSON'sche Verteilungskurve bei seltenen Ereignissen).

4. WIRTSSPEZIFITÄT.

Pseudeucoila bochei schmarotzt in den Larven verschiedener *Drosophila*-Arten. Im Freien wurde sie am häufigsten aus Puppen von *Drosophila melanogaster* erhalten, aber auch aus solchen von *Drosophila subobscura*, *hydei*, *funnebris* und *littoralis*. Es wurde auch untersucht, ob sich *Pseudeucoila* auch auf andern *Drosophila*-Arten im Laboratorium züchten liesse.

a. Zucht auf *Drosophila funnebris*.

Die Fliege lässt sich in gewöhnlichen *Drosophila*-Flaschen ohne weiteres züchten. Sie ist etwas grösser als *Drosophila melanogaster*, und ihre Entwicklung dauert länger. Die Larven verpuppen sich bei 25° C Zuchttemperatur erst nach 7—8 Tagen, die Imagines schlüpfen nach 12—13 Tagen. Die Ent-

wicklung kann bei Futtermangel noch bedeutend länger dauern (bis zur Verpuppung 13 Tage, bis zum Schlüpfen 19 Tage). Die spätere Verpuppung des Wirtes hat wahrscheinlich auf die Entwicklungszeit des Parasiten einen ausschlaggebenden Einfluss. Er kann das Vollarvenstadium offenbar nicht erreichen, bevor sein Wirt sich verpuppt hat und dessen larvale Gewebe sich zu einem Brei auflösen. Es gelingt dem Parasiten vermutlich nicht, das intakte Larvengewebe anzugreifen, da er zunächst nur flüssige Nahrung aufzunehmen vermag. Er muss also warten, bis sich der Wirt verpuppt hat, was in diesem Falle für ihn eine Verlängerung der Entwicklungszeit zur Folge hat. Es ist durchaus möglich, dass hormonale Einflüsse des sich verpuppenden Wirtes auch eine Rolle spielen. Untersuchungen hierüber sind aber nicht gemacht worden.

Die Entwicklungszeit der Parasiten-Männchen bis zum Schlüpfen betrug 21—23 Tage, für die Weibchen 1—2 Tage mehr. Dass auch bei dieser durch den Wirt bedingten Verlängerung der Entwicklungszeit die Weibchen später schlüpfen, lässt vermuten, dass nicht frühlarvale Stadien des Parasiten vor der Verpuppung des Wirtes für diese normale Verspätung der Weibchen verantwortlich sein können. Wäre dies nämlich der Fall, hätten hier die weiblichen Larven Gelegenheit, aufzuholen, während die männlichen Larven auf die Verpuppung des Wirtes warten müssten.

Die Zahl der Nachkommen der Parasiten entsprach derjenigen von Zuchten auf *Drosophila melanogaster*. Die Wespen waren aber ihrem Wirte entsprechend im Durchschnitt etwas grösser (S. 179).

b. Zucht auf andern *Drosophila*-Arten.

Für die Zuchten auf *Drosophila littoralis*, *hydei* und *repleta* liegen die Verhältnisse gleich wie für *funebri*s. Auch die Ergebnisse sind dieselben.

Bei parasitierten Puppen von *Drosophila hydei* konnte festgestellt werden, dass die vom Wirt bei der Verpuppung ausgestülpten Atemröhrchen (Vorderstigen) deutlich kürzer waren als bei nichtparasitierten.

Auf *Drosophila phalerata* gelingt die Wespenzucht ebenfalls, doch ist die Fliege selber weit schwieriger als die ersten drei erwähnten Arten zu züchten. Die Nachkommenszahl der Parasiten wird dementsprechend gering.

Die sehr kleine *Drosophila busckii* konnte ich nicht immer gut zur Entwicklung bringen; doch gelang auch hier die Wespenzucht. Die aus den Puppen von *busckii* stammenden Parasiten sind kleiner als die von *melanogaster* (S. 179), sie werden teils zu Kümmerformen.

Die Zucht von *Drosophila subobscura* machte ebenfalls etwas Mühe, da die Fliege in Flaschenzuchten häufig nur wenig Eier legte, somit den angesetzten Wespen wenig Larven zur Verfügung standen. *Subobscura* ist etwa gleichgross wie *melanogaster*.

Tab. 3 zeigt die durchschnittlichen Ergebnisse aus parasitierten Flaschenzuchten der verschiedenen *Drosophila*-Arten. Der Prozentsatz an Männchen ist in der *Subobscura*-Zucht etwas niedrig. Er wird durch Überinfektion (S. 220)

TAB. 3. Zuchtergebnisse von *Pseudeucoila bochei* auf verschiedenen *Drosophila*-Arten.

Zucht auf <i>Drosophila</i>	Nachkommenzahl pro Flasche	Entwicklungszeit für Männchen in Tagen	Geschlechtsverhältnis in % Männchen
melanogaster	175	18	64
funnebris	157	21	61
littoralis	202	23	59
hydei	95	22	71
phalerata	wenige	25	—
busckii	71	20	55
subobscura	61	20	33

beeinflusst sein, da *subobscura*, wie erwähnt, wenig Wirtslarven lieferte. Die Entwicklungszeit des Parasiten scheint von der Entwicklungszeit des Wirtes abzuhängen und damit offenbar von dessen Grössenentwicklung. In den grösseren *Drosophila*-Arten wie *funnebris*, *littoralis*, *repleta* und *phalerata*, die für ihre Entwicklung etwas länger brauchen als *melanogaster*, braucht auch der Parasit etwas länger. Die Zahlen sind insofern nicht ganz genau, als in allen Zuchten das Einsetzen der Eiablage durch den Wirt nicht genau kontrolliert worden ist. Es wurde dies jeweils erst zwei Tage nach Ansetzen der Zucht nachgeprüft.

Auf Grund dieser Zuchtergebnisse darf gesagt werden, dass *Pseudeucoila bochei* nicht ein artspezifischer, sondern höchstens ein gattungsspezifischer Parasit sein kann. Eine Zucht auf einer andern Fliegengattung, z. B. auf der nahe verwandten *Scaptomyza*, ist mir bis jetzt nicht gelungen.¹

c. Wahlversuche.

Stehen den *Pseudeucoila*-Weibchen verschiedene *Drosophila*-Arten zugleich zur Verfügung, so wird keine ausgewählt oder bevorzugt. Bei der Aufzucht von Larven aus in freier Natur aufgestellten Fangflaschen ergab sich die Gelegenheit, dies festzustellen. Es verpuppten sich z. B. in einer Flasche 450 *Drosophilae subobscurae* und 25 *Drosophilae repletae*, davon waren 103 bzw. 9 parasitiert. Versuche mit Mischpopulationen von *Drosophila repleta*, *littoralis* oder *funnebris* und *melanogaster* im Laboratorium ergaben ebenfalls, dass keine Vorliebe für eine bestimmte *Drosophila*-Art vorliegt.

¹ Inzwischen ist die Zucht auf *Drosophila immigrans* und *simulans* gelungen, vor allem aber auf einer anderen Gattung, auf der nordafrikanischen *Zaprionus tuberosus*.

d. Zuchtversuche auf Mutanten von *Drosophila melanogaster*.

Auf Stämmen von *white* (weisse Augen) und *vestigial* (stummel-flügelig) gelingt die Zucht von *Pseudeucoila* leicht und ohne besonderen Effekt.

Zwei Mutanten waren von besonderem Interesse. „Lethal giant-larvae“ (*lgl*) ist eine von HADORN (1948) eingehend untersuchte Letalmutante, deren homozygote *lgl*-Larven nach stark verspäteter Puparisierung nicht metamorphosieren. Die gebildeten „Pseudopuppen“ sterben ab. Häufig kommt es nicht einmal zur Puparisierung, die Larvenzeit verlängert sich um 3—4 Tage, dann sterben die Larven ab. Eine Zucht von Parasiten auf dieser Mutante wäre deshalb von Interesse, weil eventuelle Zusammenhänge zwischen Verpuppung des Wirtes und Weiterentwicklung des Parasiten aufgedeckt werden könnten. Eine Zucht gelang aber nicht, obwohl die *lgl*-Larven infiziert wurden. Von 9 abgestorbenen *lgl/lgl*-Larven enthielten 5 je einen toten Parasiten von 0,4—0,5 mm Länge und 0,1 mm Breite, etwa dem 72—96 Stunden-Stadium entsprechend (S. 202). Da die Metamorphose bei den *lgl/lgl*-Tieren überhaupt ausbleibt, scheint ein Fortkommen des Parasiten unmöglich. Parasiten in normalen Wirtslarven erreichen allerdings vor deren Verpuppung ein weiter vorgerücktes Larvenstadium. Die gemachten Versuche sind allerdings zu wenig zahlreich, um weitere Schlüsse zu erlauben.

Eine weitere von HADORN (1949) entdeckte und beschriebene Letal-Mutante „*letaltranslucida*“ (*ltr*) entwickelt in homozygotem Zustande durchsichtige Larven und grosse, wässrig aufgetriebene Puparien, in denen eine nur teilweise metamorphosierte Puppe entsteht. Auch *ltr/ltr*-Larven wurden mit Eiern belegt, doch entwickelte sich der Parasit nicht. Die Durchsichtigkeit der *ltr*-Larven erlaubte es, die abgelegten Eier der Parasiten unter der Bino-kularlupe im Innern der Larve direkt zu beobachten.

Die Zuchtversuche auf *Drosophila*-Mutanten wurden nicht fortgesetzt, bieten aber wohl Möglichkeiten, physiologischen Zusammenhängen zwischen Wirt und Parasit nachzugehen.

e. Zuchtversuche „in vitro“.

Die Zucht des Entoparasiten *Pseudeucoila* ausserhalb seines Wirtes ist sehr schwierig. Es gelingt kaum, ein dem natürlichen adäquates Nährsubstrat zu schaffen, das einige Tage unverändert für den Parasiten geniessbar bleibt. Zudem fehlen in einem solchen Nährsubstrat Wirkstoffe des Wirtes, die bei der Parasitenentwicklung eine Rolle spielen könnten.

Ich versuchte es mit einem aufgekochten Brei aus *Drosophila*-Larven. Schon aus dem ihm entströmenden Geruch musste ich schliessen, dass die Substanzen durch das Kochen wesentlich verändert worden waren. Zudem gerinnen die

Eiweisse und fallen somit für den vorerst nur flüssige Nahrung aufnehmenden Parasiten von vorneherein aus. In diesen Brei gelegte, aus Larven frisch herauspräparierte lebende Parasitenlarven zuckten einige Male und waren nach wenigen Sekunden tot. Ein Sterilisieren des natürlichen Futters durch Kochen macht dieses also für den Parasiten völlig unbrauchbar und giftig.

Ich versuchte es weiter mit zerquetschten *Drosophila*-Larven und versetzte diese mit Ringerlösung (physiologische Lösung), um das Austrocknen zu vermeiden und um die Gewebe noch einige Zeit am Leben zu erhalten. In diesem Brei starben die Parasitenlarven erst nach fünf Stunden.

Das beste Resultat konnte erzielt werden, wenn die Parasitenlarven alle zwei Stunden in frischen, aus zerquetschten *Drosophila*-Larven bestehenden Brei übergeführt wurden. So gelang es, die Lebensdauer ausserhalb des Wirtes bis auf 16 Stunden zu verlängern und für diese Zeit ein deutliches Wachstum festzustellen. Würde man diesen Versuch einige Tage und Nächte lang fortsetzen, wäre ihm vielleicht Erfolg beschieden. Die Parasitenlarven bewegen sich nicht vom Orte weg und können deshalb im Brei trotz ihrer Kleinheit leicht wieder gefunden werden. Ein kurzer Kontakt mit der Luft scheint ihnen nicht zu schaden, ihre Haut scheint zudem unbenetzbar, was eine Einwirkung der Luft erschwert.

Die Zucht „in vitro“ würde unter Umständen Möglichkeiten bieten, die maximale Grössenentwicklung festzustellen und das Problem der Elimination der Rivalen (S. 208) näher zu studieren.

f. Infektionsversuche auf abgetöteten Wirtslarven.

Durch Erwärmen abgetötete und wieder ins Futter gelegte *Drosophila*-Larven wurden zunächst nicht infiziert. Die Vermutung lag nahe, dass der Wärmegrad die Eiweisse der Larve für die Chemorezeptoren der Wespe zu stark verändert habe. Bei weitem Versuchen wurde die Erwärmung sofort nach Eintreten des Todes abgebrochen, d.h. zu einem Zeitpunkt, da sich die Larven lang strecken. Für diesen Effekt ist eine Temperatur von 45—50° C nötig.

Ausserdem wurden den Wespen mit Äthyläther zu Tode narkotisierte Fliegenlarven vorgesetzt.

Um festzustellen, ob die Wespen lebende von toten Larven unterscheiden können, wurde zu den abgetöteten immer noch eine Anzahl lebender Larven beigegeben. Auch wurden mit Äther zu Tode narkotisierte und durch Erwärmen getötete Wirtslarven zusammen im Futterbrei vorgesetzt.

Für alle Versuche wurden je 10 *Pseudeucoila*-Weibchen verwendet, die Infektionsdauer auf 2 1/2—3 Stunden beschränkt. Tab. 4 fasst die Ergebnisse dieser Versuche zusammen. Aus diesen lässt sich schliessen:

1. Durch Erwärmen abgetötete Wirtslarven werden mit Eiern belegt.
2. Durch Äthyläther zu Tode narkotisierte Larven werden ebenfalls infiziert.

TAB. 4. Verteilung und Zahl der abgelegten Parasiteneier auf die Wirtslarven.

Versuch	Eizahl										Total	Pro Larve							
	Tote Wirte					Lebende Wirte							Total	Pro Larve					
	0	1	2	3	4	5	6	7	0	1					2	3	4	5	6
I. 20 Larven mit Hitze abgetötet 5 Larven lebend	5	9	2	3	1	—	—	—	—	—	3	2	—	—	—	—	—	7	1,4
II. 10 Larven mit Äther getötet 21 Larven lebend	7	3	—	—	—	—	—	—	—	—	1	9	7	3	—	—	1	59	2,9
III. 20 Larven mit Äther abgetötet 1 Larve lebend	7	6	3	1	2	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	1
IV. 10 Larven mit Hitze abgetötet 10 Larven mit Äther abgetötet	2	7	1	—	—	—	—	—	—	—	4	1	1	1	2	—	—	23	2,3

3. Eine Bevorzugung der lebenden Larven scheint im Versuch II vorzuliegen.
4. Eine Bevorzugung der „Äthertoten“ vor den „Hitzetoten“ scheint in Versuch IV vorzuliegen. Daraus könnte geschlossen werden, dass die Veränderungen der Gewebe und Säfte durch Äther geringfügiger seien als diejenigen durch Erwärmen hervorgerufenen. Das Gewebe mag bei den „Äthertoten“ noch einige Zeit lebend sein, während bei den „Hitzetoten“ Individualtod und Gewebetod gleichzeitig eintreten.

Die Eier aus „hitzetoten“ Larven waren bei der Sektion unverändert, während diejenigen aus den „äthertoten“ Larven trübe und undurchsichtig, also schon abgestorben waren.

g. Infektionsversuche auf *Calliphora*-Larven.

Die normalen Wirte für *Pseudeucoila bochei* sind *Drosophila*-Larven.

Calliphora-Larven im Alter von 3—4 Tagen wurden den Wespen auf *Drosophilafutter* vorgesetzt. Auf ihrem natürlichen Futter, auf verfaulem Fleisch, dem etwas Ammoniakgeruch entströmt, werden sie von *Pseudeucoila* nie gesucht, die Wespen fliehen diesen Geruch. Diese brauchen zur Anlockung den Geruch des gärenden Zuckersaftes. Nach einigen Stunden der Exposition wurden die Fleischfliegenlarven wieder auf Fleisch gebracht. Einige starben, andere ertrugen *Drosophilafutter* 24 Stunden lang ohne Schaden. Die Sektion zeigte, dass die Larven in keinem Falle mit Eiern belegt worden waren.

Ein Versuch mit frisch geschlüpften bis einen Tag alten *Calliphora*-Larven auf *Drosophilafutter* zeigte nun aber, dass *Pseudeucoila* ihren natürlichen Wirt, eben die Larven verschiedener *Drosophila*-Arten, nicht von „fremden“ Wirten zu unterscheiden vermag, sofern die Larven des „fremden“ Wirtes sich in *Drosophilafutter* aufhalten. Die Wespen wurden erst auf die *Calliphora*-Larven losgelassen, als diese im Darm keinen roten Fleischsaft mehr enthielten, sondern Gasblasen, die offenbar von dem weitergärenden *Drosophilafutter* her stammten. Eine Sektion nach dreistündiger Exposition ergab, dass alle *Calliphora*-Larven mit Eiern belegt worden waren. Eine enthielt sogar deren 10, war aber tot.

In einem weiteren Versuche wurde die Sektion erst 20 Stunden nach der Eiablage durch die Wespen vorgenommen. Die *Calliphora*-Larven hatten sich, auf Milz zurückversetzt, normal weiter entwickelt. Allerdings zeigte sich, dass die parasitierten deutlich kleiner waren als solche aus einer unparasitierten Kontrollzucht, die aber ebenfalls während einiger Zeit auf *Drosophilafutter* gehalten worden war. Alle infizierten Larven enthielten 2—5 Eier, von denen einige abgestorben waren, der grössere Teil sich aber weiter entwickelt hatte.

In einem letzten Versuche wurden den Wespen Serien von je 10 verschieden grossen *Calliphora*-Larven dargeboten: In einer Schale frisch geschlüpfte, in einer zweiten einen Tag alte und in einer dritten zwei Tage alte. Die *Calliphora*-Larven wachsen bei 25° C ausserordentlich rasch, sodass Altersunter-

schiede von 24 Stunden sehr auffällig sind. Zwei Tage alte Larven sind schon deutlich grösser als ausgewachsene *Drosophila*-Larven. Die Sektion ergab, dass alle frisch geschlüpften *Calliphora*-Larven mit mindestens zwei Eiern belegt worden waren, während von den einen Tag alten nur zwei je ein Ei enthielten und von den zwei Tage alten nur eine. Vermutlich ist bei noch älteren *Calliphora*-Larven die Haut für den Legestachel zu dick, um durchstochen werden zu können.

Die Wespen Eier entwickeln sich einige Stunden weiter; zum Schlüpfen der Larve aus dem Ei ist es aber in keinem Falle gekommen, alle Eier starben vorher ab.

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass die Eiablage nicht durch spezifische Stoffe des regulären Wirtes angeregt wird, sondern durch die Futterstoffe.

h. Zusammenfassung über die Wirtsspezifität von *Pseudeucoila bochei*.

Es wurde festgestellt, dass *Pseudeucoila bochei* sich in den Larven verschiedener *Drosophila*-Arten zu entwickeln vermag, wahrscheinlich auf allen Arten, deren Larven sich von vergärenden Fruchtsäften ernähren, deren Geruch die Wespen anlockt.

Diese hier als natürliche Wirtsspezifität bezeichnete wahrscheinliche Beschränkung auf die Gattung *Drosophila*¹ kann künstlich erweitert werden. Die Wespen lassen sich durch den Futterduft täuschen und reagieren z.B. auf junge in *Drosophilafutter* versetzte Larven von *Calliphora erythrocephala* als ob es passende Wirte wären.

5. ENTWICKLUNG DES PARASITEN.

In diesem Kapitel werden die verschiedenen Entwicklungsstadien des Parasiten in chronologischer Reihenfolge beschrieben, d.h. nach Stunden ihrer Entwicklung von der Eiablage weg, wie sie sich bei einer Zuchttemperatur von 25° C bei optimalen Bedingungen ergibt. Diese Bedingungen ermöglichen die minimale Entwicklungsdauer. Bei der Beschreibung der einzelnen Stadien sind immer die am weitesten vorgerückten berücksichtigt worden.

a. Eibau und Embryonalentwicklung.

Das Ei von *Pseudeucoila bochei* ist wie alle Cynipideneier (KIEFFER 1914) deutlich gestielt und mit einem elastischen Chorion umgeben. Es ist durchsichtig.

Zwei bis drei Stunden nach erfolgter Eiablage füllt das Eiplasma die Eihülle nur etwa zu zwei Dritteln in Länge und Breite aus, hingegen scheint

¹ Inzwischen ist die Zucht auf der nordafrikanischen Gattung *Zaprionus* gelungen.

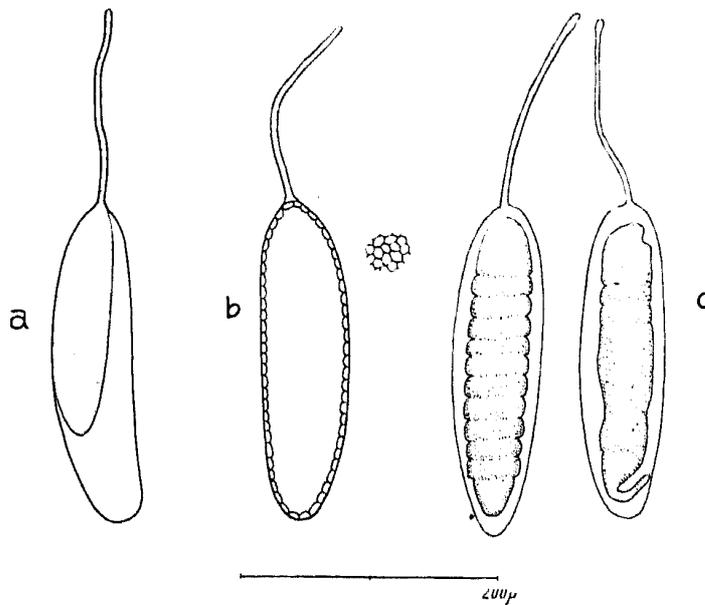


Abb. 8. a Frisch gelegtes Ei von *Pseudeucoila bochei*, b Ei 24 Stunden nach der Eiablage (Entwicklung bei 25° C) mit Hypodermiszellen im optischen Schnitt, daneben in Aufsicht, c Keim vor dem Schlüpfen, 35 Stunden nach der Eiablage (Entwicklung bei 25° C), Ansicht von unten und von der Seite.

der Eistiel, dessen Ende ein klein wenig verdickt ist, mit Plasma gefüllt (Abb. 8 a). Dies scheint nach KIEFFER (1914) u. a. mit der Eiablage zusammenzuhängen. Der Durchmesser des Legestachellumens ist kleiner als derjenige des Eies. Durch Pressung des Eiinhaltes beim Eintritt des Eies in den Legestachel entweicht ein Teil davon in den hohlen Eistiel, wodurch die Passage des Eies durch den Legestachel ermöglicht wird. Nach der Lage der Eier im Ovar (Eistiel kopfwärts) erscheint auch ein Eintreten der Eier in den Legestachel stielvoran als unwahrscheinlich. Die Eier sind 160—300 μ lang, 32—50 μ breit, der Eistiel ist häufig gebogen und ungefähr halbsolang wie das Ei, 120—190 μ , gelegentlich aber auch viel kürzer. Es scheint auf Grund von Sektionsbefunden, dass ein und dasselbe Weibchen immer gleichgrosse Eier legt, die verschiedenen in Wirtslarven vorgefundenen Eigrößen also von verschiedenen Weibchen stammen müssen.

Im Laufe der ersten 24 Stunden zieht sich das Plasma aus dem Eistiel zurück und füllt die Eihülle ganz aus. Nach 24—28 Stunden zeigt der Eiinhalt deutlich Struktur (Abb. 8 b), Zellgrenzen sind gut sichtbar, die Hypodermis liegt dem Chorion an. Eine äussere und innere Gliederung ist noch nicht feststellbar. Der Keim zeigt aber bereits Bewegungen.

Nach 30—34 Stunden ist die Segmentierung deutlich geworden, der Kopf des Parasiten liegt eistielwärts, der Schwanzanhang ist von der Seite sichtbar (Abb. 8 c). Der Keim erscheint schlüpfreif. Auf der Ventralseite sind die Segmente zählbar. Die Larve besteht aus Kopfabschnitt, zehn Segmenten und dem Schwanzanhang. Nach KIEFFER (1914) sollte man bei Cynipidenlarven 13 Segmente unterscheiden können.

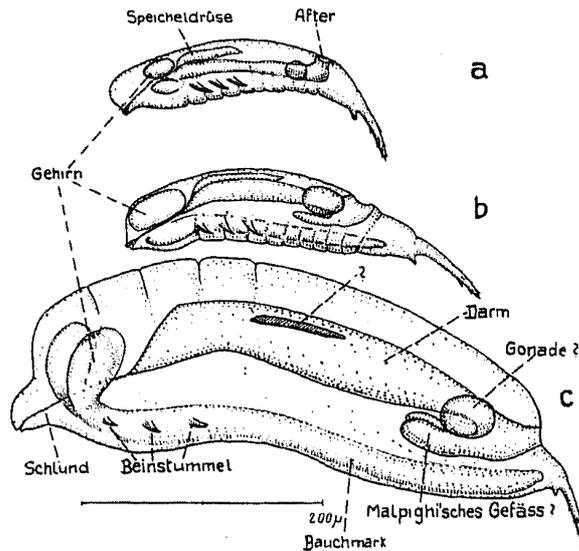
b. Larven - Stadien.

Nach 40—44 Stunden sind die ersten Parasiten aus den Eihüllen geschlüpft. Das Verlassen der Eihüllen durch die Larven konnte nie beobachtet werden. Die äussere und innere Gliederung ist nun deutlich geworden (Abb. 9 a). Es fallen vor allem die drei Beinstummelpaare im Thoraxabschnitt auf, die weiter keine Gliederung aufweisen und wie Dornen aussehen. Im Innern ist der Darm sichtbar, in dessen Schlundabschnitt sich sehr deutlich Pumpbewegungen erkennen lassen. Der After mündet dorsal aus. Seitlich des Enddarmes findet sich jederseits ein rundlicher Körper, vermutlich eine Keimdrüse. Diese ist aber nicht in allen Larven feststellbar. Ich nehme deshalb an, dass es sich bei dieser Bildung nur um die Keimdrüsen des einen Geschlechtes handelt. Die Lage der Keimdrüse des andern Geschlechtes konnte ich nicht feststellen. Um den Schlund lassen sich Ober- und Unterschlundganglion feststellen, die in diesem Entwicklungsstadium relativ gross sind. An der etwas schnabelförmig vorstehenden Mundspitze lassen sich Mundwerkzeuge erkennen, wenn auch noch sehr undeutlich. Zwei kleine Spitzchen bewegen sich gegeneinander, „beissen“; es werden die larvalen Mandibeln sein. Der Schwanzanhang ist maximal 50μ lang und mit „Stacheln“ besetzt. Ventral vor dem Schwanzanhang befindet sich ein kleiner Fortsatz. Nach 53—57 Stunden sind alle Larven geschlüpft. Der Wirt befindet sich nun meistens im letzten Larvenstadium, gelegentlich ist er sogar im Vorpuppenstadium angelangt. An den Parasitenlarven lassen sich unterhalb des Enddarmes zwei nach vorne seitwärts gerichtete Blindsäcke feststellen. Es könnte sich um die Bildung Malpighi'scher Gefässe handeln. In der Erzwespe *Encarsia tricolor* liegen diese nach STÜBEN (1949) dorsal über dem Ende des Mitteldarmes.

Nach 66—72 Stunden ist der Parasit bis 450μ lang und 110μ dick geworden (Abb. 9 b). Er zeigt noch keine wesentlichen Veränderungen gegenüber dem frisch geschlüpften. Die Speicheldrüsen und deren grosse Zellen lassen sich in dorsaler Lage sehr deutlich feststellen, ebenso der Speichelkanal. Die Haut der Parasiten erscheint unbenetzbar. In diesem Stadium vermag die Larve noch kaum festes Gewebe, sondern nur flüssige Nahrung zu sich zu nehmen (Pumpbewegungen des Schlundes). Sie ernährt sich wohl von Haemolymph des Wirtes. RIETRA (1932) gibt für das erste Stadium der *Nemeritis*-larven dasselbe an.

Nach 92—96 Stunden sind die Wespenlarven schon bis 600μ lang und 250μ dick geworden (Abb. 9 c). Schwanzanhang und Beinstummeln sind nicht gewachsen und zeigen noch dieselbe Grösse wie im Schlüpfstadium. Im Darm erscheint eine goldgelb gefärbte Stelle. Es könnte sich um eine „Mitteldarmdrüse“ handeln oder um eine bestimmte Stelle des Mitteldarmes, in deren Zellen sich Stoffwechselkörper anhäufen könnten (STÜBEN 1949). Die beiden ventralen Blindsäcke sind deutlicher ausgeprägt. Eine Larvenhäutung konnte

Abb. 9. Larven von *Pseudeucoila bochei* (Lebendpräparate). a frisch geschlüpft (48 Stunden nach Eiablage, Entwicklung bei 25° C), b 1 Tag alt (72 Stdn. nach Eiablage), c Zwei Tage nach dem Schlüpfen (96 Stdn. nach E.).



ich nicht feststellen. Nach KIEFFER (1914) sollen auch keine Larvenhäutungen stattfinden. Das ist aber möglicherweise ein Irrtum, der auf der Schwierigkeit beruhen dürfte, abgeworfene Larvenhäute zu finden. Diese sind offenbar sehr dünn und zerfallen sehr rasch. Vergleichen wir das 96 Stundenstadium mit dem frisch aus der Eihülle geschlüpften Parasiten (Abb. 9 a), so fällt auf, dass der vorderste Kopfabschnitt, die Beinstummeln und der Schwanzanhang noch gleich aussehen, während sich die übrigen Teile sehr stark vergrößert haben. Die ganze Larve erscheint gewaltig gedehnt und gestreckt, nur die beiden Enden entsprechen noch der ursprünglichen Grösse. Die Segmente sind undeutlich geworden. Der Wirt befindet sich noch im letzten Larven- oder im Vorpuppenstadium. Die Mundwerkzeuge der Parasitenlarve haben sich nicht verändert, auch in der Grösse nicht. Die Ernährungsweise ist offenbar noch dieselbe wie im frisch geschlüpften Zustand, nämlich Einsaugen von Hämolymphe des Wirtes.

Nach 116—120 Stunden haben sich die Larven ziemlich verändert und erreichen eine Länge von 800 μ und eine Dicke von 300 μ (Abb. 10 a). Der Schwanzanhang ist verändert, und die Beinstummeln sind verschwunden, der vorher schnabelartig vorstehende Mund hat sich verändert. Die zwei spitzen Mundwerkzeuge, die larvalen Mandibeln, sind nun deutlich sichtbar, sie bewegen sich einwärts gegeneinander. Diese Mandibeln würden dem Parasiten vermutlich erlauben, das Wirtsgewebe anzugreifen, obwohl ich dies weder an der Lage des Parasiten im Wirtes noch an seinem Darminhalt feststellen konnte. Die Bedeutung dieser beissenden Mundwerkzeuge, die dauernd in Bewegung sind, ist also für dieses Stadium nicht klar. Der Wirt befindet sich jetzt normalerweise im Vorpuppenstadium. Die Veränderungen zwischen dem vorgängig beschriebenen Stadium von 96 Stunden und diesem hier ist ziemlich auffällig, sodass zwischen diesen beiden eine Häutung stattgefunden haben könnte.

Nach 126—130 Stunden sind die Larven bis 1,6 mm lang und

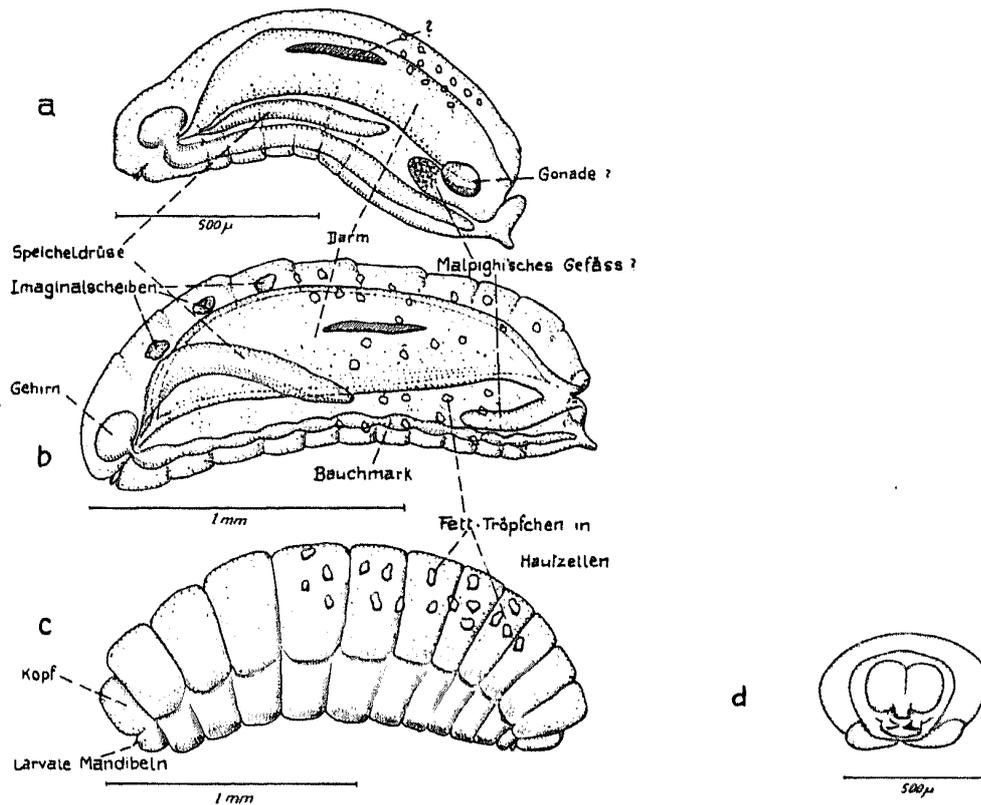


Abb. 10. Larven von *Pseudeucoila bochei* (Lebendpräparate). a 120 Stunden nach der Eiablage (Entwicklung bei 25° C), b 144 Stunden n. E., c Vollarve, am 7. Tage n. E., d Kopf der Vollarve von vorne.

0,6 mm dick geworden, sind also enorm gewachsen. Dies mag mit der vorangegangenen Häutung und den Mundwerkzeugen zusammenhängen, die dem Parasiten vielleicht nun gestatten, Gewebe aufzufressen. Nach RIETRA (1932) würde dieses Stadium dem vierten Stadium der *Nemeritis*-Larven entsprechen, die dann Fettgewebe und Muskeln fressen können. Im Innern des Parasiten lassen sich helle Brocken erkennen; es sind Fetttropfchen in den Hautzellen. Die Segmentzahl hat sich nicht verändert. Die Larve besteht aus einem deutlichen Kopfabschnitt, 10 Segmenten und einem Schwanzanhang wie zu Beginn. Die zehn Segmente werden den spätern drei Thorakalsegmenten und den sieben Abdominalsegmenten der Imago entsprechen, der Schwanzanhang wird den äusseren Geschlechtsapparat bilden. Wievielen Segmenten er entspricht, ist bei der Kleinheit des Gebildes nicht feststellbar. Der Darm erscheint in ungefülltem Zustande in zwei Abschnitte gegliedert. Im Bauchmark lassen sich nun 11 deutliche Knoten (Ganglien) feststellen. Die ventralen Darmblindsäcke (Malpighi-Gefässe?) zeigen nun eine weitere Differenzierung, sie sind z.T. undurchsichtig geworden. Der Wirt ist nun meist in Metamorphose begriffen, die larvalen Gewebe sind in Histolyse. Nun kann die Parasitenlarve ihr letztes Zerstörungswerk im Wirt beginnen, sie füllt ihren Darm prall mit dem Gewebebrei des Wirtes. Dabei wird sie undurchsichtig, die weissen Fetttropfen in der Haut vermehren sich stark. Über dem Darm erscheinen im Brustabschnitt Imaginal-

scheiben (Abb. 10 b). Den Herzschauch konnte ich in keinem Stadium sehen. STÜBEN (1949) konnte ihn in den Larven der Zehrwespe *Encarsia tricolor* feststellen.

Nach 141 — 145 Stunden ist der Darm noch praller gefüllt. In diesem Entwicklungsstadium gelangen die Parasiten häufig aus dem Wirt und kommen zwischen Wirt und Wirtspuparium zu liegen (Abb. 11 a). Die Larven vermögen den Wirt von aussen her meist noch ganz aufzufressen. Die Mandibeln treten nun wohl sicher in Funktion.

Nach der äussern Veränderung zwischen diesem und dem nächsten Stadium vermute ich, dass wieder eine Häutung stattfindet (Vergleiche Abb. 10 b und 10 c).

Nach 150 — 154 Stunden sind die am weitesten entwickelten Wespenlarven zu Vollarven geworden und haben ihren Wirt vollständig aufgefressen (Abb. 10 c). Sie sind bis 2 mm lang und 0,8 mm dick geworden. Es lassen sich an ihnen deutlich Tergite und Sternite feststellen, wobei die Tergite viel breiter als die Sternite sind.

Es ist mir nicht gelungen, mit Sicherheit eine bestimmte Zahl von Larvenstadien festzustellen. Nach der Gestaltsveränderung und den Wachstumschüben könnten es ihrer drei sein. RIETRA (1932) hat für die Ichneumonide *Nemeritis canescens* ebenfalls versucht, die Zahl der Larvenstadien festzuhalten. Es gelang ihr, abgeworfene Häute zu finden, und sie schloss aus der Zahl der Exuvien auf vier Stadien, auf Grund der Grössenzunahme auf deren fünf. CAUDRI (1941) gibt für die Braconide *Alysia manducator* vier (fünf) an. KEILIN (1913) hat Larvenformen einer entomophagen Cynipide *Eucoila keilini* KIEFFER beschrieben, also einer nahen Verwandten von *Pseudeucoila*. Ein Vergleich mit deren Larve zeigt eine grosse Ähnlichkeit. Die junge Larve trägt ebenfalls drei Beinstummelpaare, doch sind diese bedeutend länger als bei der *Pseudeucoila*-Larve. Der Schwanzanhang ist länger und dünner und vom After weg beinahe in einem rechten Winkel nach oben gebogen. Der kleine ventrale Fortsatz am proximalen Ende des Schwanzes ist auch vorhanden. Es bestehen also nur Unterschiede in der Proportion und in der Krümmung des Keimes. Diese Form der Junglarve wird von KEILIN (1913) als cyclopiform bezeichnet. Die Vollarve von *Eucoila keilini* zeigt keine wesentlichen Unterschiede zur Vollarve von *Pseudeucoila bochei*. Sie wird von KEILIN als eruciform bezeichnet. Die Larven beider Arten machen also ein oligopodes Stadium durch und werden schliesslich apod. Das oligopode Stadium dürfte dem ersten Larvenstadium entsprechen, das apode dem zweiten und dritten.

c. Verpuppung und Metamorphose.

Nach 165 — 169 Stunden zeigen die ersten Parasiten Zeichen beginnender Verpuppung. Am Kopf entsteht eine Blase, die bis in das erste Thorakalsegment hineinreicht (Vorbereitung für spätere Ausstülpung). Der

WERNER JENNI

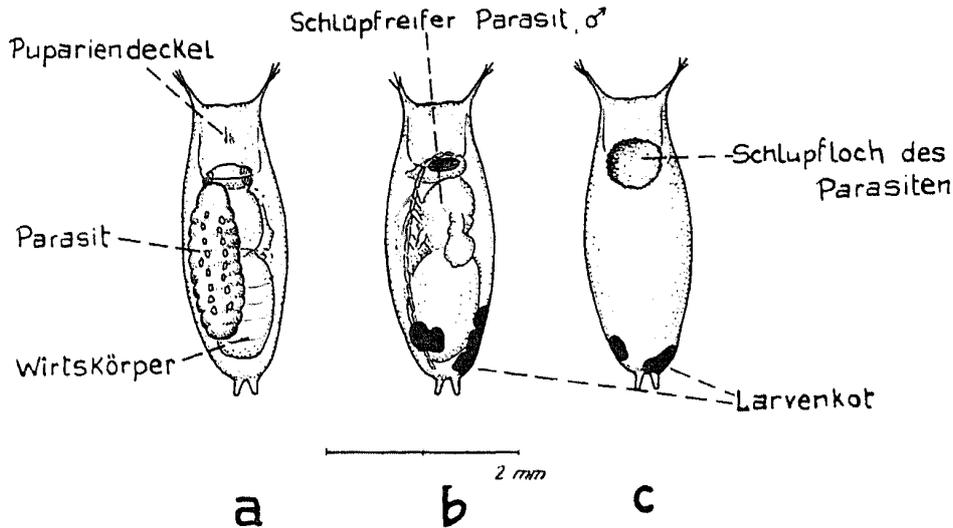


Abb. 11. a Pseudeucoilarve (im Stadium 144 Stdn. bei 25° C) ausserhalb des Wirtskörpers, b Nymphe, c leeres Drosophilapuparium mit von der Wespe herausgebissenem Schlüpfloch.

Unterschied zwischen Thorakal- und Abdominalsegmenten wird deutlicher, die larvalen Mandibeln verschwinden. Der Parasit macht ein Übergangsstadium durch, wie dies von LEUENBERGER (1929) auch für *Apis mellifica*, die Honigbiene, beschrieben worden ist.

Nach 194—198 Stunden ist der Larvenkot abgegeben worden. Dieser verfärbt sich rasch dunkel und klebt an der Puparienwand an, häufig in mehreren Portionen (Abb. 11 b, c). MARTIN (1947) gibt dasselbe an für *Habrobracon juglandis*. Bevor ich diese Beobachtung machen konnte, war ich der Meinung, es handle sich bei diesen pigmentierten Stellen am Wirtspuparium um die Einstichnarben, die der Legestachel der eierlegenden Wespen hinterlassen habe. Irreführend war vor allem die Feststellung, dass gelegentlich auch an andern Stellen als am Hinterende der Larven solche Pigmentflecken am Puparium auftraten. Ich konnte dann aber an herauspräparierten Vollarven das Abgeben des Larvenkotes deutlich feststellen, auch dessen Verfärbung, ferner aber auch, dass diese Vollarven gelegentlich an andern Körperstellen Tröpfchen wasserklarer Lymphe austreten lassen, die sich sehr rasch bräunlich verfärben und solche Pigmentstellen an Wirtspuparien bilden können.

Nach 210—214 Stunden, also am neunten Tage von der Eiablage weg, sind die ersten Parasiten verpuppt, die Nymphen sind erkennbar. Fühler und imaginale Mundwerkzeuge sind ausgestülpt, die männlichen Antennen reichen über das Hinterende hinaus (Abb. 11 b). Weibliche Nymphen werden zu diesem Zeitpunkt noch keine festgestellt. Hier zeigt sich zum ersten Male die nun äusserlich erkennbar werdende längere Dauer der weiblichen Entwicklung.

Nach 282—286 Stunden zeigen sich die ersten Augenpigmente, und nach 330—334 Stunden, also am 14. Tage, sind die ersten

Parasiten voll pigmentiert. Nach 378—382 Stunden schlüpfen die ersten aus ihrer eigenen Puppenhaut. Diese ist ein enganliegendes, leichtes, vollkommen durchsichtiges Häutchen. Die Parasiten bleiben aber anschliessend noch einige Zeit innerhalb des *Drosophila*-Pupariums.

d. Schlüpfen der Imago aus dem Wirtspuparium.

Erst nach etwa 400 Stunden schlüpfen die ersten männlichen Wespen aus dem Wirtspuparium, also am Ende des 17. Tages von der Eiablage an. Nach 435 Stunden schlüpfen die ersten weiblichen Tiere, also nicht ganz zwei Tage nach den ersten Männchen. Dies gilt, wie erwähnt, für eine Entwicklung bei 25° C Durchschnittstemperatur. CAUDRI (1941) stellte für die Braconide *Alysia manducator* ebenfalls eine geschlechtsdimorphe Entwicklungszeit fest, nämlich für Männchen im Minimum 33 Tage, für Weibchen 38. Das frühere Schlüpfen der Männchen konnte er auch in der freien Natur nachweisen.

Die Wespe beisst sich zum Schlüpfen ein Loch ins Puparium (Abb. 11 c). Nach KIEFFER (1914) soll dies die einzige Arbeit sein, die die Mundwerkzeuge einer Gallwespe in ihrem Leben zu bewältigen haben. Nach CAUDRI (1941) gilt dies auch für die Brackwespe *Alysia manducator*. *Pseudeucoila bochei* benutzt nie den Deckel des Wirtspupariums zum Schlüpfen, während *Phaenocarpa tabida* (S. 241), eine ebenfalls auf *Drosophila melanogaster* als Larvenparasit auftretende Braconide, den Deckel zum Schlüpfen benützt. Merkwürdigerweise liegen die meisten Wespen mit dem Kopfe gegen den Deckel des Wirtspupariums hin. Von 3631 geprüften Puparien zeigten 3548 die Schlupflöcher vorne, also 97,7 %. Kontrolliert man an Stelle der Schlupflöcher die Lage des Larvenkotes im Puparium, so kommt man zu denselben Ergebnissen, eine solche Kontrolle ergab 95 % mit Kopflage gegen den Pupariendeckel hin. CAUDRI (1941) fand bei der Braconide *Alysia*, dass sie immer ohne Ausnahme mit dem Kopf nach vorne liegen, er zitiert allerdings eine von ALTSON gefundene Ausnahme. Bei der eben erwähnten Braconide *Phaenocarpa* habe ich ebenfalls dieselbe Feststellung machen können. Die Lage des Parasiten in der Längsachse des Pupariums scheint beliebig; er kann sich in Bauch-, Rücken- oder Seitenlage befinden. Räumlich besteht für die Parasitenlarve mindestens während der ersten sechs Tage ihrer Entwicklung die Möglichkeit, sich frei zu drehen. Ich konnte zwar bei den herauspräparierten lebenden Larven nie Vor- oder Rückwärtsbewegungen, sondern nur seitliche Verkrümmungen beobachten, sodass ich annehme, dass die Larven im Wirt überhaupt nicht wandern. Dies bestätigen auch die Versuche mit Zuchten „in vitro“ (S. 197).

Während oder kurz nach dem Schlüpfen erfolgt eine Abgabe von Kot, der meist im Puparium als weisses Häufchen liegenbleibt. CAUDRI (1941) gibt für *Alysia manducator* dasselbe an. Beim Schlüpfen durch das herausgebissene Loch

soll das Meconium herausgepresst werden und so im Puparium zurückbleiben. Vor dem Schlüpfen herauspräparierte *Pseudeucoilae* geben diesen Kot aber ebenfalls sofort ab, wobei nun die mechanische Mithilfe durch Pressung beim Durchzwängen durch das Loch im Puparium wegfällt.

Aus dem Wirtspuparium herauspräparierte Vollarven und Nymphen des Parasiten entwickeln sich weiter bis zur fertigen Imago. Die Gestaltungsvorgänge bei der Metamorphose können auf diese Weise besser beobachtet werden. Beim Herauspräparieren musste sehr vorsichtig zu Werke gegangen werden, da vor allem die Vollarven sehr leicht verletzbar sind. Ich klebte jeweilen die Wirtspuparien auf einem Objektträger fest und brach die Puparienwand mit zwei feinen, vorne etwas gebogenen Nadeln weg.

6. REDUKTION DER ZAHL DER PARASITENLARVEN IM WIRTE.

Wie bereits erwähnt worden ist, schlüpft aus jedem parasitierten *Drosophila*-Puparium immer nur eine Wespe, obwohl viele Sektionsbefunde zeigten (S. 230), dass von *Pseudeucoila* bei geringer Wirtezahl häufig mehrere Eier in eine Wirtslarve gelegt werden. Diese Erscheinung wird als *Überinfektion* (S. 220) bezeichnet.

a. Wann und wie kommt es zur Reduktion?

Sektionsbefunde ergeben, dass alle Parasiteneier in einer Wirtslarve die Entwicklung beginnen. Der „Kampf der Rivalen“ wird aber gleich im ersten Larvenstadium entschieden. Im Stadium „72-Stunden“ (Abb. 9 b) werden noch häufig mehrere Parasiten lebend nebeneinander angetroffen. Merkwürdigerweise gelangt aber nur einer über dieses Entwicklungsstadium hinaus, während die übrigen in ihrer Entwicklung stehen bleiben, aber noch einige Tage weiter leben können. Mit dem Stadium „120-Stunden“ (Abb. 10 a) ist der Kampf endgültig entschieden, in allen infizierten Wirten wird immer nur noch ein lebender Parasit dieser Grösse vorgefunden. Die Grösse der abgestorbenen Konkurrenten schwankt zwischen 300—400 μ Länge und 40—60 μ Dicke, das Entwicklungsstadium entspricht dem von „72-Stunden“. Offenbar ist der Entwicklungsschritt vom Stadium „72-Stunden“ bis zum Stadium „120 Stunden“ entscheidend. Wer diesen zuerst macht, gewinnt.

RIETRA (1932) beschreibt diese Reduktion der Parasitenlarven für die Ichneumonide *Nemeritis canescens*. Deren Larven bekämpfen sich im ersten Stadium mit den Mundwerkzeugen. Die Verwundungen ergeben dunkle Flecken auf der Larvenkutikula. Die verwundeten Tiere sterben vor Erreichen des zweiten Larvenstadiums ab. Der Entscheid fällt also auch hier im ersten Larvenstadium, wird aber mit andern Mitteln erreicht. Merkwürdig ist, dass sich diese Larven trotz ihrer bissenden Mundwerk-

Zeuge zunächst nur von Hämolymphe ernähren, somit scheinen diese vorläufig nur zur Bekämpfung der Rivalen benützt zu werden. SALT (1932, zit. nach CAUDRI) erwähnt einen ähnlichen Fall mit Bekämpfung im zweiten Larvenstadium. Nach IMMS (1937, zit. nach CAUDRI) soll in den meisten Fällen jedoch die Konkurrenz auf andere Weise entschieden werden. Die in ihrer Entwicklung am meisten fortgeschrittene Larve gewinnt das Übergewicht durch Aushungern ihrer Geschwister, indem sie diesen alles wegfrisst oder die Futterquelle verdirbt, d. h. für ihre Geschwister ungeniessbar macht. Dieses zweite ist nicht näher ausgeführt. Bei *Pseudeucoila* liegen aber weder Kontaktwirkung noch Nahrungsmangel vor, sodass diese Möglichkeiten der Elimination der Rivalen wegfallen. CAUDRI (1941) kommt für *Alysia manducator* ungefähr zu denselben Feststellungen.

Mit Erreichen des „120 Stunden“-Stadiums (zweites Larvenstadium?) ist also der Kampf entschieden; Verwundungen sind an den Unterlegenen nicht festzustellen. Offenbar vermag bei *Pseudeucoila* die „Auserwählte“ durch Ausscheidung eines Stoffes, vielleicht mit einer ersten Larvenhäutung verbunden, ihre Rivalen in der Entwicklung aufzuhalten. Eventuell geschieht dies durch Blockierung eines Verdauungs- oder Aufbaufermentes. Die Einwirkung scheint auf alle Fälle chemischer Natur zu sein. Merkwürdigerweise scheint bei Vorhandensein von Keimen beider Geschlechter immer einer der weiblichen zu gewinnen, wie dies die Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses zugunsten der Weibchen bei Überinfektion demonstriert (S. 220).

In einem einzigen Falle fand ich in einer Wirtspuppe drei Parasiten, wovon zwei lebend und genau gleichweit entwickelt waren, der dritte war im „72 Stunden“-Stadium abgestorben. Beide Lebenden waren 700 μ lang und 300 μ dick, der Nahrungsmenge entsprechend halbsogross wie ein Einzelparasit desselben Alters (Stadium „168 Stunden“, Vollarve). Dies ist der einzige von mir beobachtete Fall mit zwei lebenden Parasiten in einem vorgerückten Larvenstadium im selben Wirt. Offenbar haben beide zufälligerweise im gleichen Moment das kritische Entwicklungsstadium, das ein Abtöten der Konkurrenten ermöglicht, erreicht und überschritten. Da sie selber gegen ihr Abtötungsmittel immun sein müssen, konnten die beiden einander nichts anhaben. Zwei vollentwickelte Imagines in einem Puparium konnte ich nie feststellen. Die Nahrungsmenge, die eine Wirtslarve bietet, würde auch für zwei „Zwerge“ kaum genügen.

b. Transplantationsversuche von Eiern und Larven des Parasiten.

Um das Problem der Elimination von Nahrungskonkurrenten im Wirt weiter prüfen zu können, wäre es wünschbar, Eier und Larven von Parasiten von einer Wirtslarve in andere transplantieren zu kön-

nen. Dies würde auch erlauben, Probleme der Wirtsspezifität, des Nährsubstrates und des Geschlechtsverhältnisses weiter zu untersuchen.

Mit der für *Drosophila melanogaster* sehr erfolgreichen Transplantationsmethode wurde dies versucht, allerdings ohne Erfolg. Von 96 Wirtslarven überstanden nur 28 die Operation, entwickelten sich aber zu Fliegen, schienen also nicht parasitiert zu sein. Da die Parasiteneier sehr leicht verletzlich sind, — die Eihülle geht beim Einsaugen in die Glaskapillare der Transplantationsnadel sehr leicht verloren —, ist ihre Chance, nach scheinbar gelungener Übertragung zur Entwicklung zu gelangen, offenbar minim. Larven mit Erfolg zu transplantieren, ist ebenfalls nicht gelungen.

Da bei diesen Versuchen Ringerlösung als Transplantationsflüssigkeit verwendet wurde, suchte ich die Einwirkung von Ringerlösung auf Eier und Larven des Parasiten festzustellen. Eier wurden längere Zeit darin aufbewahrt. Nach acht Stunden hatte sich in der Eistruktur nichts verändert, die enthüllten Eier begannen sich violett zu verfärben und schienen abgestorben, diejenigen mit Hüllen zeigten erste Trübungen. Nach 20 Stunden wurden auch diese violett, das Eiplasma nahm immer noch einen kleinen Raum in der Eihülle in Anspruch, eine Entwicklung hatte also nicht stattgefunden. Diese Feststellung scheint auch darauf hin zu deuten, dass das Zurückwandern des Eiplasmas aus dem Eistiel in die Eihülle nach erfolgter Eiablage eine Tätigkeit des lebenden Plasmas darstellt. Parasitenlarven bewegten sich in Ringerlösung noch etwa vier Stunden lang. Daraus darf wohl geschlossen werden, dass Ringerlösung als Übertragungsmittel wenigstens für geschlüpfte Parasitenlarven in Frage kommt, da die Parasitenlarven bei der Transplantation nur wenige Minuten lang in reiner Ringerlösung aushalten müssen. Es ist kaum anzunehmen, dass dadurch schon schwere Schädigungen entstehen. Eier oder Larven nur mit der Wirtsflüssigkeit allein zu übertragen, dürfte enorm schwierig sein, da die Flüssigkeitsmenge sehr gering ist, rasch eintrocknet, und das Auffinden der Eier und der kleinen Larven ihrer Durchsichtigkeit wegen in diesem Brei fast nicht möglich ist.

c. Schnürungsversuche.

Diese Experimente wurden ebenfalls unternommen, um der Lösung des Problems der Elimination der Rivalen näher zu kommen. Es wurde versucht, Wirtslarven nach erfolgter Infektion zu schnüren; dies in der Hoffnung, es würde sich gelegentlich der Fall einstellen, dass sich in beiden Schnürhälften ein Parasit befinden würde. Da die Reduktion auf eine Parasitenlarve, wie eben erwähnt, wahrscheinlich durch chemische Einwirkung der überlebenden Larve auf ihre noch weniger weit entwickelten Artgenossen zustande kommt, wäre anzunehmen, dass durch Schnürung diese chemische Einwirkung unterbunden werden könnte. Die Versuche scheiterten aber schon am Schnüren.

Nach HADORN (1937) gelingt dies bei Larven von *Drosophila melanogaster* nur wenige Stunden vor deren Verpuppung mit einigem Erfolg; die Sterblichkeit ist aber noch gross, in früheren Larvenstadien gelingt eine Schnürung nicht. Für meine Zwecke war aber dieses verpuppungsreife Stadium ungeeignet, da eine Parasiten-Infektion in diesem Stadium nur noch geringen Erfolg hat und schon zu „verspäteten“ Parasitenlarven führt (S. 213).

7. BEZIEHUNGEN ZWISCHEN DER WIRTS- UND DER PARASITEN-ENTWICKLUNG.

a. Entwicklungsstadium des Wirtes zur Zeit der Infektion durch den Parasiten.

Wird ein bestimmtes Entwicklungsstadium des Wirtes vom Parasiten beim Eierlegen bevorzugt? Ist für die Entwicklung des Parasiten eine Eiablage in ein bestimmtes Entwicklungsstadium des Wirtes notwendig? Zur Beantwortung dieser Fragen wurden in mehreren Versuchen 70—100 Wespenweibchen auf verschieden alte „Zwei Stunden-Gelege“ von *Drosophila melanogaster* während sechs Stunden angesetzt, und diese Gelege zur Entwicklung gebracht. Tab. 5 zeigt die Ergebnisse.

TAB. 5. Zuchtergebnis nach einer Infektion verschieden alter „Zwei Stunden-Gelege“ von *Drosophila melanogaster* durch *Pseudeucoila bochei*.

Schale	Alter der Wirtslarven in Stunden	Zahl der Wirte	% der geschlüpften <i>Drosophilae</i>	% der abgestorbenen Wirtspuppen, Ausfälle	% <i>Pseudeucoila</i>
I	144—150 (Puppen)	50	90	10	0
II	120—126 (am Verpuppen)	50	82	18	0
III	96—102 (Stadium III)	46	30	42	28
IV	72—78 (Stad. II/III)	50	12	24	64
V	48—54 (Stadium II)	44	7	23	70
VI	24—30 (Stadium I)	74	22	12	66

In Schale I ist erwartungsgemäss nicht mehr infiziert worden. *Pseudeucoila* ist ein Larvenparasit, Puppen werden nicht angestochen.

In Schale II konnte in einer Puppe mit faulem Inhalt ein Parasit deutlich beobachtet werden. Er zeigte Kontraktionen, wurde mit der Zeit immer dunkler, lebte aber noch 11 Tage, ohne sich weiter zu entwickeln. In zwei Puparien, die tote *Drosophila*-Imagines enthielten, wurde ebenfalls je ein Parasit ge-

funden. Beide gingen aber zugrunde. Die Larven der Parasiten, die aus Eiern stammen, die in verpuppungsreife Wirtslarven abgelegt worden sind, haben offenbar keine Chance zum Durchkommen. Sie kommen zu spät (Siehe „verspätete“ Larven, S. 213). Infizierte Wirte sterben aber jedenfalls auch ab.

In Schale III wurden am siebenten Tage nach der Eiablage der Wespen die nicht geschlüpften 32 *Drosophila*-Puppen untersucht, also zu einem Zeitpunkt, wo schon Vollarven der Parasiten vorhanden sein sollten. Zwei Puppen waren verfault, zwölf enthielten einen kleinen Parasiten ausserhalb der *Drosophila*-Überreste, bei fünf war ein Parasit undeutlich sichtbar, und bei dreizehn Wirtspuparien war nichts besonderes festzustellen. Jedoch nur aus diesen letzten dreizehn entwickelten sich fertige Wespen, die übrigen siebzehn Parasiten starben ab. Hier zeigte sich nun sehr deutlich, dass die Wirtslarven zahlreich infiziert werden, der Parasit aber erst eine kleine Chance hat durchzukommen, weil die Entwicklung des Wirtes offenbar schon zu weit gediehen ist (über die Histolyse hinaus).

In Schale IV sind die Ausfälle, die zum Teil offenbar noch durch Parasitierung bedingt sind, schon weniger häufig, und die Zahl der auftretenden Wespen sehr gross. Sie ist denjenigen der Schalen V und VI durchaus gleichzusetzen.

In Schale VI ist die Zahl der Ausfälle wieder ungefähr gleich gross wie in unparasitierten Zuchten, sind also nicht mehr durch Parasitierung bedingt. Es ist ein klares „Entweder-Oder“, es schlüpft entweder eine *Drosophila*, dann war die Larve nicht infiziert, oder dann eine *Pseudeucoila*, die ohne weiteres mit ihrer Entwicklung durchkommt.

Zusammenfassung: Es werden also alle Larvenstadien mit Eiern belegt, das dritte Stadium allerdings recht selten. Die Chance für den Parasiten, mit seiner Entwicklung mit Erfolg fertig zu werden, ist bei Infektion der beiden ersten Larvenstadien am grössten. Eine Infektion kurz vor der Verpuppung der Wirtslarve führt nicht mehr zum Erfolg für den Parasiten. Es entstehen aber grosse Ausfälle an *Drosophilae*, die als Imagines in den Puparien absterben, offenbar infolge Parasitierung. BOCHE (1939, 1944 zit. nach WELD) kommt für *Eucoila drosophilae* und *Pseudeucoila bochei* zu denselben Ergebnissen. Er gibt an, dass das Ei in das erste oder zweite Larvenstadium gelegt wird, im dritten auch vorkommt, aber gewöhnlich versagt, also nicht zur Entwicklung gelangt. Puppen werden nicht angestochen.

RIETRA (1932) hebt für die Ichneumonide *Nemeritis canescens* ebenfalls hervor, dass keine Bevorzugung irgendeines Alters oder einer Grösse des Wirtes festgestellt werden konnte. Ganz junge Wirtslarven starben nach Infektion. Frisch verpuppte Larven werden auch nicht mehr angestochen. CAUDRI (1941) kommt für die Braconide *Alysia manducator* zum selben Ergebnis.

b. Einfluss der Infektion auf die Verpuppung des Wirtes.

Nach PANTEL (1913, zit. nach CAUDRI, 1941) und SALT (1941) kann Parasitierung eine Beschleunigung wie auch eine Verzögerung der Verpuppung des Wirtes zur Folge haben. Für *Alysia manducator* ergibt sich nach einigen Autoren (zit. nach CAUDRI) eine Beschleunigung. Der Grund, der dazu führen soll, ist nicht klar. CAUDRI (1941) vermag diese postulierte Beschleunigung der Verpuppung in eingehenden Versuchen jedoch nicht nachzuweisen, er stellt im Gegenteil eher eine Verzögerung fest.

Für *Pseudeucoila bochei* konnte ein Einfluss auf die Verpuppung des Wirtes nicht einwandfrei festgestellt werden, die Parasitierung scheint eher etwas verzögernd zu wirken. Die parasitierten Puppen sind gelegentlich auch etwas kleiner.

c. Entwicklungsstörungen des Parasiten in „zu alten“ Wirtslarven — „Verspätete“ Larven des Parasiten.

Auf Seite 211 wurde gezeigt, dass eine normale Entwicklung des Parasiten für einen hohen Prozentsatz nur möglich ist, wenn die Eiablage durch den Parasiten im Wirtslarvenstadium I und II erfolgt. Der Prozentsatz der noch zur vollen Entwicklung kommenden Wespen, die als Ei in das Larvenstadium III des Wirtes gelangten, ist sehr klein. Diese Wirtslarven sind für die meisten Parasiten „zu alt“, d.h. sie sind in ihrer Entwicklung schon zu weit vorgeschritten. Bei einer Spätinfektion, also im Wirtslarvenstadium III, gelingt es dem Wirt meistens, seine Entwicklung bis zur Imago vorzutreiben, bevor er der Parasitierung erliegt. Damit im Zusammenhang geraten Parasitenlarven gelegentlich zu früh ausserhalb des Wirtes, sie haben erst das Stadium „120 Stunden“ (Abb. 10a) erreicht, und sterben mit der Zeit ab, ohne sich weiter entwickelt zu haben. Bei Frühinfektion (im Wirtslarvenstadium I) gelangen dem Wirt nur noch die Puparienbildung und der Beginn der Metamorphose. Er wird während derselben, wenn sich die larvalen Gewebe in Histolyse befinden, vom Parasiten restlos aufgezehrt. Dieser vermag, nachdem er den Wirtskörper häufig im Stadium „144 Stunden“ verlässt und zwischen Wirtsrest und Puparienwand zu liegen kommt, den Wirt von aussen her aufzuzehren. Gelegentlich wird er erst als Vollarve sichtbar, d.h. wenn er alles von innen her aufgezehrt hat. Auch bei Infektion im Stadium II gelangt der Wirt nur bis zum Beginn der Metamorphose (Histolyse). Es scheint, dass die Metamorphose durch den Parasiten aufgehalten wird, denn parasitierte Wirtslarven, die äusserlich bereits die Gestalt der werdenden Imago besitzen, aber noch völlig unpigmentiert sind, und deren Inneres bei der Sektion noch völlig ungeordnet als Brei erscheint, entwickeln sich nicht mehr weiter.

Ich habe die Parasitenlarven, deren Wirt über die Meta-

morphose hinaus gelangen kann, bevor er der Parasitierung erliegt, als „verspätete“ Larven bezeichnet. Sie sind in ihrem Entwicklungsstadium im Vergleich mit demjenigen ihres Wirtes verspätet und sterben meistens ab.

„Verspätete“ Larven erscheinen häufig im Stadium „120 Stunden“ ausserhalb des Wirtes, sie sind dann nicht ganz halbsolang wie das Wirtspuparium. Ihre Mundwerkzeuge sind offenbar noch nicht so weit entwickelt, um ihnen ein Auffressen des Wirtes von aussen her zu ermöglichen. Dessen Gewebe sind nach überstandener Metamorphose wieder viel widerstandsfähiger als während der Histolyse. Diese „verspäteten“ Larven leben oft noch tagelang, ohne sich weiter zu entwickeln, und sterben dann ab. Der Wirt stirbt aber ebenfalls.

Im Stadium „144 Stunden“ treten bereits häufiger „verspätete“ Larven ausserhalb des Wirtes auf, denen es aber meistens gelingt, den Wirt von aussen her bis auf Flügel- und Beinscheiden aufzufressen. Hie und da bleibt auch der Kopf des Wirtes noch übrig. Diese Parasitenlarven vermögen sich häufig bis zur Imago zu entwickeln. Ihre Entwicklungszeit ist nicht länger als bei solchen mit regulärer Entwicklung, denn sie sind nur verspätet in Bezug auf das Wirtsstadium zur Zeit der Infektion. Diese Feststellung scheint mit der Beobachtung von CAUDRI (1941) übereinzustimmen, wonach die Wirtslarvengrösse (Stadium?) zur Zeit der Parasitierung keine Wirkung auf den Zeitpunkt des Schlüpfens der Imago des Parasiten ausübt. Das „144 Stunden“-Stadium des Parasiten ausserhalb des Wirtes ist nicht das Kriterium für „verspätete“ Larven, sondern das Stadium des Wirtes zur selben Zeit. Auch in der Normalentwicklung (S. 200) geraten Parasitenlarven des Stadiums „144 Stunden“ sehr häufig ausserhalb des Wirtes, doch ist dieser erst in Histolyse, kommt nicht weiter und wird von der Parasitenlarve immer ganz aufgefressen, während bei „verspäteten“ Parasitenlarven der Wirt fertig metamorphosiert.

Ausser diesen „verspäteten“ Larven, die ihre Entwicklung in „zu alten“ Wirtslarven durchmachen müssen, treten noch andere verspätete auf. Dies sind die Nachzügler, die in allen Zuchten auftreten (S. 232), deren Entwicklungszeit nun aber bedeutend länger sein kann als normal. Solche Larven treten mit zwei und mehr Tagen Rückstand in der Entwicklung auf die normalen in der Zucht auf und verspäten sich nun ebenfalls in Bezug auf die Entwicklung des Wirtes. Derselbe Effekt wie nach Eiablage in „zu alte“ Wirtslarven kann also durch eine Entwicklungsverzögerung des Parasiten auftreten. Diese kann experimentell erzeugt werden, wie dies auf S. 236 eingehender ausgeführt wird. Das Auftreten „ver-

späteter“ Parasitenlarven führt immer zu grossen Ausfällen in Zuchten.

d. Lage der Parasitenkeime in den Wirtslarven.

Die Eiablage erfolgt, wie Sektionen zeigen, zu 95 % in die Körperhöhlen der hinteren Hälfte der Wirtslarven, bedingt durch die Stellung der Larven im Futterbrei. CAUDRI (1941) findet die Eier von *Alysia manducator* ebenfalls meistens in den hintern Segmenten des Wirtes, in diesem Falle in den Larven von *Calliphora erythrocephala*. Als Grund für diese Lokalisation vermutet er, dass der Vorderteil der Larven dank seiner grösseren Beweglichkeit dem Legestachel besser auszuweichen vermöge. KEILIN (1913) fand ebenfalls die meisten Larven von *Eucoila keilini* im hintern Teil der Wirtslarven vor. Er führt diese Erscheinung in Übereinstimmung mit meinen Beobachtungen auch auf die Lage der Wirte im Futter zurück. Der Parasit legt in die Partie der Larven, die ihm zur Verfügung steht; eine Bevorzugung einer bestimmten Region zur Eiablage besteht also nicht.

Eier und Larven werden in fast allen Körperregionen in den Körperhöhlen der Wirtslarve gefunden, nur nicht in den vordersten Segmenten. In metamorphosierenden Wirten wurden bei der Sektion rund 60 % der Parasiten im Abdomen und 40 % im Thorax gefunden, keine im Kopf.

Die Lage des Parasiten im Wirtstier scheint für seine Entwicklung nicht wichtig zu sein, obwohl sich die Larven kaum vorwärts bewegen und nur durch ihr Wachstum in neue Körperregionen des Wirtes gelangen. Die verschiedenen Lagen der ausserhalb der Wirte erscheinenden Parasitenlarven scheinen dies zu bestätigen.

RIETRA (1932) gibt für die Ichneumonide *Nemeritis canescens* an, dass Eier und Larven immer in den Körperhöhlen des Wirtes gefunden wurden, nie im Kopf. Es soll auch keine Beziehung zwischen Lage der Larven und den Wirtsorganen bestehen. Hingegen konnte RIETRA feststellen, dass *Nemeritis*-Larven im ersten Larvenstadium herumwandern.

8. ZAHL DER NACHKOMMEN, REPRODUKTIONSRATE.

In einer Serie von 10 Flaschenzuchten wurden die Nachkommen der Wespen genau ausgezählt. Die Totalzahl der Nachkommen pro Wespenweibchen lag zwischen 27 und 131, bei einem Durchschnitt von 75, die Nachkommenzahl pro Legetag zwischen 7 und 24, im Durchschnitt 15. Diese Zahlen sind niedrig; es ist aber zu berücksichtigen, dass in Flaschenzuchten keine optimalen Verhältnisse herrschen. Die angesetzten Weibchen gingen zum Teil schon nach zwei Tagen zugrunde.

Um die Zahl der Nachkommen, d.h. um die Fertilität eines Wespenweibchens unter möglichst optimalen Bedingungen

feststellen zu können, wurden frisch geschlüpfte Weibchen nach kontrollierter Kopulation einzeln auf über 100 *Drosophila*-Larven angesetzt und ihnen alle 24 Stunden frische, nicht infizierte Wirte vorgesetzt. Diese grosse Zahl an Wirtslarven (1000—2000), die auf diese Art jedem Wespenweibchen während seiner ganzen Lebensdauer zur Verfügung gestellt wurde, musste gewählt werden, um Überinfektion (S. 220) so weit wie möglich zu vermeiden. Ferner wurde angenommen, dass ein *Pseudeucoila*-Weibchen pro Anstich nur ein Ei legt, was aus der Lage der Eier bei der Sektion infizierter Wirtslarven mit grosser Wahrscheinlichkeit hervorgeht. Die Tab. 6 enthält die Fertilitätsdaten für sieben Weibchen.

TAB. 6. Zahl der Nachkommen einzelner Weibchen von *Pseudeucoila bochei* nach Lebens-
tagen bei 25° C (Einzelzuchten).

Versuch	1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag	5. Tag	6. Tag	7. Tag	8. Tag	Total
I	86	37	32	7	2	6	— ¹	—	170
II	46	42	11	23	8	3	—	— ¹	133
III	39	44	31	36	67	20	— ¹	—	237
IV	52	80	43	15	24	8	—	11 ¹	233
V	25	76	81	59	13	5 ¹	—	—	259
VI	70	46	23	20	—	— ¹	—	—	159
VII	56	47	53	17	1	— ¹	—	—	174
Durchschn. pro Wespe	53,4	53,1	39	25	16	6	—	—	195

Alle Wespenweibchen begannen sofort mit der Eiablage. Das absolute Maximum pro Tag und pro Weibchen wurde mit 53,4 resp. 86 Nachkommen am ersten Tag erreicht. Das Ergebnis des zweiten Tages ist nur unwesentlich kleiner, am dritten Tage wird eine Abnahme deutlich, obwohl hier noch ein individuelles Maximum von 81 erreicht wird. Vom vierten Tage an ist ein starkes Absinken der Legetätigkeit feststellbar.

Von den sieben Weibchen legten vier am ersten Tage am meisten Eier. Die drei andern erreichten ihr Maximum später, kamen aber auf ein höheres Total. Die Eiablage verteilte sich auf 4—8 Tage.

In einer andern Versuchsreihe wurde die Zahl der Nachkommen bei unbesamt gebliebenen Weibchen festgestellt, sie schwankte zwischen 55 und 167. In einem Falle wurden vom Gelege des ersten Tages nach dem Schlüpfen gleich 84 Männchen erhalten, in einem zweiten deren 45, an den folgenden Tagen bedeutend weniger. Die durchschnittliche Zahl der Nachkommen ist allerdings mit 121 etwas niedriger als diejenige besamter Weibchen (195). HADORN und ZELLER (1942) fanden bei *Drosophila melanogaster*, dass die Kopulation als deutlicher Stimulus eine erhöhte Eiproduktion zur Folge hat. Bei *Pseudeucoila bochei* liegen die Verhältnisse etwas anders,

¹ = Tod des Versuchstieres.

da *Pseudeucoila* als Imago wahrscheinlich keine neuen Eier mehr produziert (FRÜHAUF 1923). Es würde bei *Pseudeucoila* also nur ein Stimulus für eine erhöhte Eiablage vorliegen.

Bei frisch geschlüpften Tieren sind die Eierstöcke prall mit Eiern gefüllt, eine Schätzung ergibt ca. 200—250. Bei älteren Weibchen sind nur noch wenige Eier da, was sich äusserlich schon bemerkbar macht, indem die Hinterleibssegmente viel stärker ineinander geschoben sind als bei jungen Weibchen. Da sich bei Hymenopteren unbefruchtete Eier ebenfalls entwickeln, und die Wespen oft mit der Eiablage warten müssen, muss angenommen werden, dass die Embryonalentwicklung erst durch die Eiablage angeregt wird. Dies könnte durch künstliche Implantation noch nicht abgelegter Eier in Wirtstiere nachgeprüft werden.

Das individuelle Total der abgelegten Eier hängt wahrscheinlich auch von der Körpergrösse der einzelnen Weibchen ab. SALT (1941) zitiert viele Beispiele von parasitierenden Hymenopteren, bei denen erwiesen ist, dass die grössten Weibchen am meisten Eier legen, die kleinsten am wenigsten. Ich habe in dieser Richtung keine Untersuchungen ausgeführt. Immerhin muss hier darauf hingewiesen werden, dass kleinere Weibchen statt weniger auch kleinere Eier legen könnten. Bei *Pseudeucoila bochei* variiert die Eigrösse (S. 201), und es scheint, dass ein Weibchen immer Eier derselben Grösse ablegt.

Ob bei *Pseudeucoila* ähnlich wie bei *Drosophila melanogaster* (HADORN und ZELLER 1942) ausser der Abnahme der Legerate (Fekundität) auch noch ein Absinken der Eischlüpftrate an dem altersbedingten Fertilitätsabfall beteiligt ist, konnte nicht untersucht werden. Ob eine mehrmalige Besamung bei *Pseudeucoila* stattfindet, konnte ebenfalls nicht nachgeprüft werden, da genetische Markierer fehlen. Ein Wiederansteigen in der Legerate nach Zugabe von neuen Männchen wurde jedenfalls nicht beobachtet.

Vergleicht man die Reproduktionsrate von *Pseudeucoila bochei* (195 bei rund 20-tägiger Entwicklungszeit bei 25° C) mit derjenigen ihres Wirtes *Drosophila melanogaster* (ca. 2000 bei optimalen Verhältnissen und nur rund 10-tägiger Entwicklungszeit bei 25° C), so lässt sich ohne lange Berechnung sofort feststellen, dass von einer wirksamen biologischen Kontrolle des Wirtes durch den Parasiten niemals die Rede sein kann. *Pseudeucoila* ist nur einer von vielen *Drosophilafeinden*, und erst deren Gesamtheit vermag eine effektive biologische Kontrolle auszuüben. SALT (1932, zit. nach CAUDRI 1941) gibt für *Alysia manducator* eine Reproduktionsrate von 101 an (Eizahl nach G. SMITH jedoch 549).

9. GESCHLECHTSBESTIMMUNG UND GESCHLECHTSVERHÄLTNIS.

Die Entscheidung, ob aus einem Ei ein Männchen oder ein Weibchen werde, fällt während der Eiablage. Aus einem unbefruchtet gebliebenen Ei entwickelt sich ein Männchen, aus einem befruchteten ein Weibchen. Diese Art der Geschlechtsbestimmung („Haplo-Diplo-Mechanismus“) gilt fast allgemein für die Hautflügler. Ausnahmen sind von INABA (1939) beschrieben worden, der von der Ichneumonide *Habrobracon* diploide Männchen und triploide Weibchen erhalten hat, während SCHMIEDER und WHITING (1946) von der Chalcidide *Melittobia* wieder nur haploide Männchen erhielten.

Cytologische Untersuchungen wurden bei *Pseudeucoila* nicht durchgeführt. Es wurde nur festgestellt, dass unbesamt gebliebene Weibchen immer nur Männchen als Nachkommen hatten.

Das Geschlechtsverhältnis aus gewöhnlichen Flaschenzuchten war rund 1,7:1 zugunsten der Männchen. Aus 10 Zuchtflaschen wurden 1119 Männchen und 625 Weibchen erhalten, wobei nur eine Zucht mehr Weibchen als Männchen enthielt. Aus einer andern Zuchtenfolge wurden 1342 Männchen und 783 Weibchen herausgelesen. Das Geschlechtsverhältnis wurde nun genauer untersucht.

Versuchsordnung: Um ein durch Überinfektion (S. 220) oder durch unbesamt gebliebene Weibchen weitgehend unbeeinflusstes Geschlechtsverhältnis zu erhalten, wurden Wespenweibchen vom Schlüpfen weg einzeln in kleinen Deckelschalen von ca. 6 cm Durchmesser gehalten. Eine Kopulation hatte vorher stattgefunden. In den Schalen wurde der *Drosophila*-Futterbrei höchstens 2 mm dick aufgetragen. Damit wurde vermieden, dass eine *Drosophila*-Larve vom Wespenstachel nicht erreicht werden konnte. Auch wurden nur 1—2 Tage alte Wirtslarven vorgesetzt, um alle „Verspätungen“ der Parasitenentwicklung (S. 213) auszuschalten. Die Wespenweibchen wurden sodann jeden Tag in ein frisches Gefäß mit neuen Wirtslarven übertragen. Dadurch bekam ein Parasit täglich meist weit über 100 Larven zur Infektion angeboten. Diese Zuchten wurden im Sommer bei Zimmertemperaturen von 22—25° C gehalten.

Auf diese Weise konnte festgestellt werden, in welchem Verhältnis während den Legetagen befruchtete und unbefruchtete Eier abgelegt worden sind.

Ergebnisse und Diskussion: In Tab. 7 sind die Ergebnisse aus fünf Einzelzuchten zusammengestellt. Daraus geht hervor:

1. Es werden von Anfang an befruchtete und unbefruchtete Eier gelegt. In ihrem Verhältnis zu einander ist keinerlei Regelmässigkeit zu erkennen.
2. Die Zahl der bei den Nachkommen auftretenden Männchen schwankt pro Legetag eines Weibchens zwischen 20 und 80 %.

3. Das Total der männlichen Nachkommen eines Weibchens schwankt zwischen 39 und 48 %. Im Durchschnitt traten 44 % Männchen auf, das Geschlechterverhältnis ist somit 1:1,26 zugunsten der Weibchen.

TAB. 7. Geschlechterverhältnis bei den Nachkommen aus fünf Einzelzuchten ohne Überinfektion.

Legetag	I		II		III		IV		V	
	W.	M.	W.	M.	W.	M.	W.	M.	W.	M.
1.	7	31	17	34	49	21	12	11	30	25
2.	27	16	48	32	23	20	45	30	34	13
3.	16	14	32	10	14	9	38	43	28	25
4.	9	27	9	6	8	11	34	25	13	4
5.	45	20	16	8	—	—	4	8	1	—
6.	16	4	5	3	—	—	2	1	—	—
7.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8.	—	—	—	11	—	—	—	—	—	—
Total	120	112	127	104	94	61	135	118	106	67

Es sind also weniger Männchen als Weibchen, bedeutend weniger als nach den Ergebnissen aus den Zuchtflaschen (63 % Männchen) erwartet werden konnten. Überinfektion spielt beim Vergleich der Versuche in Zuchtflaschen und der eben besprochenen Einzelzuchten kaum eine Rolle. Der grosse Unterschied ist wohl darauf zurückzuführen, dass in der Versuchsreihe die Wespenweibchen einzeln gehalten wurden, während in den Zuchtflaschen mehrere Weibchen zusammen und gleichzeitig auf derselben Zucht ihrer Legetätigkeit obliegen konnten. Sobald aber mehrere Weibchen zusammen angesetzt werden, besteht die Möglichkeit, dass unbesamt gebliebene dabei sein könnten. Diese würden aber das Geschlechterverhältnis wesentlich zugunsten der Männchen verschieben.

BOCHE (zit. nach WELD 1944) hat in seinen Zuchtergebnissen mit *Pseudeucoila* das Geschlechterverhältnis ebenfalls festgehalten. Er hielt die Parasiten paarweise. Von 36 Zuchten bekam er 3 399 W. und 1 683 Männchen, also ein Geschlechterverhältnis von 1:2,02 zugunsten der Weibchen, also nur 33 % Männchen, somit bedeutend weniger als in meinen Versuchen. Er gibt allerdings nichts an über die Zahl der den Wespen zugänglich gewesenen Wirtslarven. Die durchschnittliche Nachkommenzahl eines Weibchens beträgt in seinen Zuchten 141, in meinen Versuchen 209. Somit könnte das Geschlechterverhältnis in seinen Zuchten möglicherweise durch Überinfektion zugunsten der Weibchen verschoben sein. Die Parasiten fanden offenbar nicht in allen Fällen eine völlig genügende Zahl von Wirtslarven vor. Allerdings fällt das von BOCHE gefundene Geschlechterverhältnis (33 % Männchen) nach meinen

Berechnungen über die Wirkung der Überinfektion (Abb. 14, S. 225) noch nicht in die Überinfektionszone.

Nach VANDEL (1935) besteht bei superparasitischen Hymenopteren eine deutliche Beziehung zwischen dem auftretenden Geschlechtsverhältnis der Parasiten und der Grösse der Wirte. Als Beispiel führt er *Alysia manducator* (nach HOLDAWAY & SMITH 1932) an. In den am kleinsten bleibenden Wirtslarven entwickeln sich nur Männchen. Doch spielt auch die Zahl der in die Wirtslarven abgelegten Eier eine Rolle (VANDEL 1932). Die Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses in kleinen Wirten und bei grosser Eizahl zugunsten der Männchen scheint ein Hungereffekt zu sein. Nach SHEVIREV (1913, zit. nach VANDEL) besteht bei der Ichneumonide *Pimpla* ebenfalls eine solche Beziehung zwischen Geschlecht des Parasiten und Grösse des Wirtes.

Ein Effekt zugunsten der Männchen kann auch bei *Pseudeucoila bochei* durch Nahrungsmangel in überfüllten Wirtszuchten erzielt werden (JENNI 1947). Dieser Hungereffekt wirkt sich in Parasitenzuchten auf der kleinen *Drosophila busckii* am häufigsten aus, da der ohnehin schon kleine Wirt bei Nahrungsmangel für *Pseudeucoila* zu klein wird, was sich offenbar vor allem für deren Weibchen ungünstig auswirkt.

V. EINFLUSS DER ÜBERINFEKTION AUF DAS GESCHLECHTS- VERHÄLTNIS.

Eine *Drosophila*-Larve wird umso stärker mit Eiern belegt, d.h. überinfiziert, je weniger Individuen den eierlegenden Wespen erreichbar sind (S. 191). Diese Neigung zur Überinfektion, auch bei Arten mit normalem Superparasitismus, scheint weit verbreitet. Nach SCHNEIDER (1940) neigt *Brachymeria euploae* bei gewissen Wirten zur Überinfektion, indem mehr Eier in einen Wirt abgelegt werden, als sich normalerweise Larven entwickeln können. Nach SCHNEIDER handelt es sich um psychische Fehlleistungen der Parasiten.

Um einen hohen Prozentsatz an parasitierten Wirten zu erhalten, wurden in einer Versuchsreihe viele Wespen auf wenig *Drosophila*-Larven angesetzt. Dabei fiel mir auf, dass in der Nachkommenschaft entweder nur Weibchen oder doch nur sehr wenig Männchen auftraten. In weiteren Versuchen wurde diese Erscheinung nun genauer untersucht; dabei wurden meist frisch geschlüpfte Weibchen verwendet, die noch nie Eier gelegt hatten. Es wurde angenommen, dass diese am meisten Eier legen, und somit die gewünschte Überinfektion umso sicherer zustande käme. Dies wird bestätigt durch Sektionsergebnisse und durch die Zahl der Nachkommen pro Legetag (S. 216). Für Versuche ausserhalb der Überinfektionszone spielt Alter und Eifülle der Weibchen keine Rolle mehr, da zwischen Zahl der

Nachkommen und deren Geschlechtsverhältnis keine Beziehung mehr besteht. Hier interessieren dann allein noch die Schwankungen des Geschlechtsverhältnisses.

Graphisch dargestellte Versuchsreihen zeigten eine deutliche Korrelation zwischen dem angesetzten „Wirt/Parasit-Verhältnis“ (W/P) als Mass des Parasitierungsgrades einer *Drosophilazucht* und dem daraus resultierenden Geschlechtsverhältnis der Wespen-Nachkommenschaft, und zwar verschiebt Überinfektion das Geschlechtsverhältnis zugunsten der Weibchen. Wenn in einer mit mehreren Wespeniern belegten *Drosophila*-Larve befruchtete Eier dabei sind, so setzt sich offenbar eines dieser befruchteten durch. Der biparental entstandene weibliche Organismus scheint dem parthenogenetisch entstandenen männlichen überlegen zu sein.

Wie auf S. 208 ausgeführt wurde, muss als Ursache der Elimination eine chemische Wirkung postuliert werden, da sich die Larven weder auffressen noch verletzen, auch besteht weder Raum- noch Nahrungsmangel. Ein morphologischer Unterschied zwischen weiblichen und männlichen Larven konnte nicht festgestellt werden. Wie oben erwähnt, wurde als erstes Mass des Parasitierungsgrades das Verhältnis der Wirtslarvenzahl (W) zur Zahl der auf die Wirte angesetzten Parasiten (P_p = Parental-Parasiten) als „ W/P_p “ verwendet. In spätern Versuchen wurde als W die Zahl der verpuppten *Drosophilae* gebraucht. Die Zahl der Larven, die nicht zur Verpuppung kamen, wurde als unwesentlich erkannt und nicht mehr in Betracht gezogen.

Als ein weiteres Mass des Parasitierungsgrades einer *Drosophila*-Zucht wurde die Zahl der parasitierten *Drosophila*-Puppen (P_f = Filial-Parasiten) verwendet, indem diese in Prozent aller *Drosophila*-Individuen (W = Wirte) angegeben wurden, also $\frac{P_f \times 100}{W}$. Diese Darstellungsart zeigt die Korrelation zwischen Parasitierungsgrad und Geschlechtsverhältnis der Nachkommen der Parasiten etwas weniger deutlich.

Beide Darstellungsarten (Abb. 13 u. 14) haben dieselbe Fehlerquelle. Wirtslarven, die während des Versuches das Futter verlassen, werden von Wespen nicht beachtet. Ferner werden bei dick aufgetragenem Futter immer einige Larven den Wespen im Futterbrei entgehen. Alle dies Larven, die also eigentlich am Versuche nicht teilnahmen, verschieben die Versuchsergebnisse.

Um diese Fehlerquelle auszuschalten, wurde ein drittes Mass P_f/P_p errechnet aus der Zahl der Nachkommen der Parasiten einer Zucht (P_f = Filial-Parasiten) und der Zahl ihrer in dieser Zucht angesetzten Eltern (P_p = Pa-

rental-Parasiten). Dies hat den Vorteil, dass die Larven- oder Puppenzahl des Wirtes (W) ausgeschaltet werden kann. Für dieses Mass des Parasitierungsgrades P_t/P_p wurde in Abb. 12 die logarithmische Darstellung gewählt. Eine Darstellung in Prozenten wäre unzweckmässig, sie gäbe entweder eine Häufung von Zahlen gegen Null hin oder eine Ausdehnung auf viele Tausende von Prozenten.

Diese Darstellung (Abb. 12) zeigt zudem ausserhalb der Überinfektionszone annähernd die Zahl der pro Parasit abgelegten Eier. Da eine Beziehung zwischen Parasitierungsgrad und Geschlechtsverhältnis ausserhalb dieser Zone aufhört, darf angenommen werden, dass nun jedes gelegte Ei sich ohne Konkurrenz bis zur Imago entwickeln kann. Das Ausgangsverhältnis für die Zucht, die Zahlen der angesetzten Parasiten und Wirte, (W/P_p) muss allerdings immer noch mit in Betracht gezogen werden, weil aus P_t/P_p nicht mehr hervorgeht, ob den Parasiten zu wenig Wirte zur Verfügung standen oder ob nur eine kleine Zahl von Eiern gelegt worden ist.

Die Korrelation zwischen Parasitierungsgrad einer *Drosophila*-Zucht und dem Geschlechtsverhältnis der Nachkommenschaft der Parasiten wird in dieser Darstellungsart (mit (P_t/P_p) als Mass des Parasitierungsgrades, Abb. 12) am deutlichsten. Die Gewichte der verschiedenen Versuche sind durch die Grösse der Kreise wiedergegeben. Der Durchmesser der Kreise entspricht in mm der Quadratwurzel aus der im Versuche auftretenden Parasitenzahl. Die Quadrate geben zum Vergleich die Resultate aus kontrollierten Flaschenzuchten wieder.

Diskussion: Hat die Infektionszeit einen Einfluss auf das Versuchsergebnis? Als Infektionszeit wird hier die Zeitdauer bezeichnet, die den Wespen im Versuche zur Eiablage gewährt wurde. Die Wespenweibchen sind in den meisten Versuchen 24 Stunden auf den Larvenzuchten belassen worden (Abb. 12, weisse Kreise), in einigen Fällen weniger lang (halb-punktierte Kreise), in andern länger (punktierte Kreise). Ein Vergleich der verschiedenen Ergebnisse zeigt, dass die Infektionszeit für diese Versuche in Bezug auf den Überinfektionseffekt kaum eine Rolle spielt. Die Kreise der Versuchsreihen mit langer und mit kurzer Infektionszeit bleiben alle im selben Streubereich. Eine Verlängerung der Infektionszeit über mehrere Tage bleibt völlig wirkungslos, da Wespeneier in Wirtslarven, die schon in Entwicklung begriffene Parasiten enthalten, sich nicht mehr entwickeln können. Sie werden eliminiert und können somit das Resultat der Überinfektion nicht mehr beeinflussen. Eine zu kurze Infektionszeit müsste das Zuchtergebnis zugunsten der Männchen verschieben, weil die Wahrscheinlichkeit, dass überinfiziert wird, sinkt. Will man Überinfektion erreichen, so muss eine Minimalzeit eingehalten werden, die je nach Versuchsanordnung verschieden lang bemessen werden muss. Ein Versuch mit viel Wespen und wenig Wirtslarven,

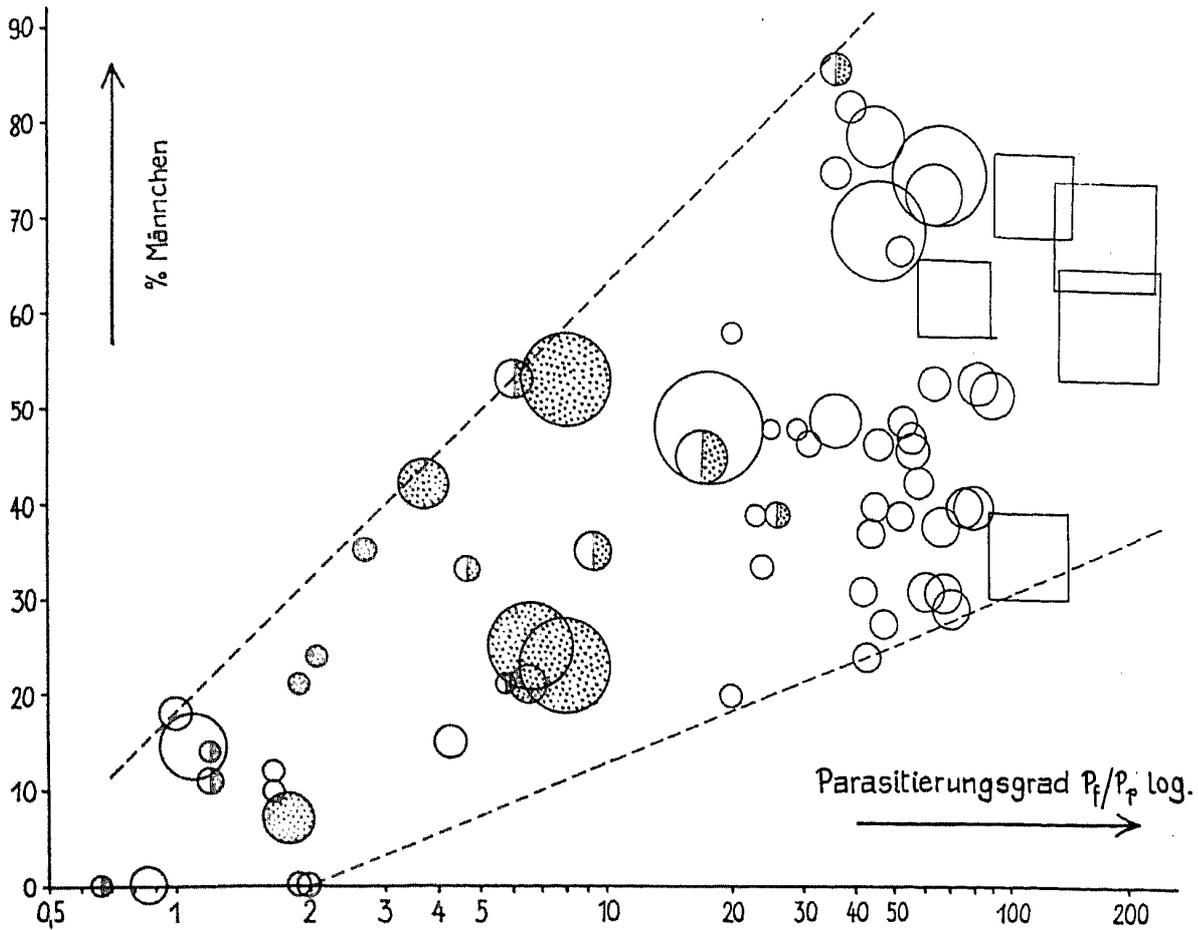


Abb. 12. Beziehung zwischen Geschlechtsverhältnis (ausgedrückt in % Männchen) und Parasitierungsgrad (Überinfektion), dargestellt durch das Zahlenverhältnis der auftretenden Parasiten (Filialgeneration = P_f) zu den angesetzten Parasiten (Parentalgeneration = P_p), logarithmisch aufgetragen.

z. B. ein Experiment mit einem Ausgangsverhältnis von Wirtslarven zu Parasiten von 1:1 (im Versuch 30:30) hatte schon nach zweistündiger Infektionszeit eine 100 %-ige Überinfektion zur Folge, hat also in der Nachzucht nur Weibchen ergeben. Ein weiteres Belegen der Wirtslarven mit Eiern müsste wirkungslos bleiben. Das Ausgangsverhältnis W/P_p ist also für die Wahl der Infektionsdauer entscheidend.

Übt die Zahl der angesetzten Wespen einen Einfluss auf das Versuchsergebnis aus? Die Mehrzahl der Versuche, bei denen viele Wespenweibchen zur Eiablage gekommen sind, zeigen einen relativ hohen Prozentsatz an Männchen in der Nachzucht. Drei Gründe können hierfür angegeben werden:

1. Sobald viele Weibchen (im Maximum 175) in einem Versuche verwendet werden, kann nicht mehr kontrolliert werden, ob alle Weibchen besamt sind. Unbesamte Weibchen verschieben aber wie erwähnt das Geschlechtsverhältnis zugunsten der Männchen.

2. Es scheint, dass ein Weibchen im „Mehr-Weibchen-Versuch“ nicht so viel Eier legt wie im „Einzel-Versuch“ (S. 191, 216 u. 230). Es ist möglich, dass sich die vielen Wespen auf dem relativ engen Raume gegenseitig stören und in der Eiablage hemmen. Die Versuchsanordnung bringt einen Faktor ins Spiel, der in der freien Natur nicht vorkommt.
3. Die Wespenweibchen könnten möglicherweise bei den Bedingungen eines „Mehr-Weibchen-Versuches“ eine erhöhte Tendenz zur Ablage unfruchteter Eier zeigen.

Dieselbe Erscheinung, wie bei Versuchen mit vielen Weibchen, tritt in den gewöhnlichen Flaschenzuchten auf, wo im Durchschnitt über 60 % Männchen entstehen. Das hohe Total der infizierten Puppen, das in Flaschenzuchten erreicht werden kann, kommt aber dadurch zustande, dass den Wespenweibchen von den immer noch eierlegenden Fliegen die Wirtslarven fortdauernd geliefert werden. Die Flaschenzucht kommt also annähernd einem Versuche gleich, bei dem einer Wespe immer neue Larven vorgesetzt werden, Überinfektion somit kaum vorkommt. Es handelt sich hier also um einen „Mehr-Weibchen-Versuch“ ohne Überinfektion, was sich zugunsten der Männchen auswirkt. Zudem ist in stark bevölkerten Zuchtflaschen ein ebenfalls zugunsten der Männchen wirkender „Hungereffekt“ (S. 220) möglich. Die Ausfälle an Parasiten wurden jedoch nicht näher kontrolliert.

Die Voraussetzungen für Zuchten ohne Überinfektion können z. T. mit Zahlen angegeben werden. In Abb. 13 sind die Ergebnisse der drei früher erwähnten Darstellungsarten (S. 221) als Kurven aufgetragen. Zu diesem Zwecke wurden die Versuchsergebnisse (Abb. 12, S. 223) in Gruppen zusammengenommen, d.h. aus mehreren nahe beieinander liegenden Resultaten ein Punkt errechnet unter Berücksichtigung der jedem Versuchsergebnis zugrunde liegenden Individuenzahl. Die Übereinstimmung der Kurven im Grossen ist deutlich. Ungefähr beim Punkt „30 % Männchen“ hört das Ansteigen der Kurven auf. In Abb. 14 wurde versucht, die Ergebnisse auf einfachste Art darzustellen. „Mehr-Weibchen-Versuche“ ausserhalb der Überinfektionszone, Versuche mit sehr kurzer Infektionszeit und Extreme mit kleiner Individuenzahl sind hier unberücksichtigt geblieben. Punkt „29,7 % Männchen“ wurde als Knickstelle errechnet, und alle Punkte links und rechts davon in je einem vereinigt. Der theoretisch ideale Fall, dass die Kurven rechts des Knickpunktes wagrecht verlaufen, wird in allen drei Fällen beinahe erreicht.

Aus den beiden Abb. 13 u. 14 geht hervor, dass bei normalen Zuchtbedingungen Überinfektion kaum eine Rolle spielt, wenn:

1. In einer Zucht 30 und mehr Prozent Männchen in der Nachkommenschaft auftreten.
2. Wenn einer Wespe pro Tag über 140 Wirtslarven zur Eiablage zur Verfügung stehen.

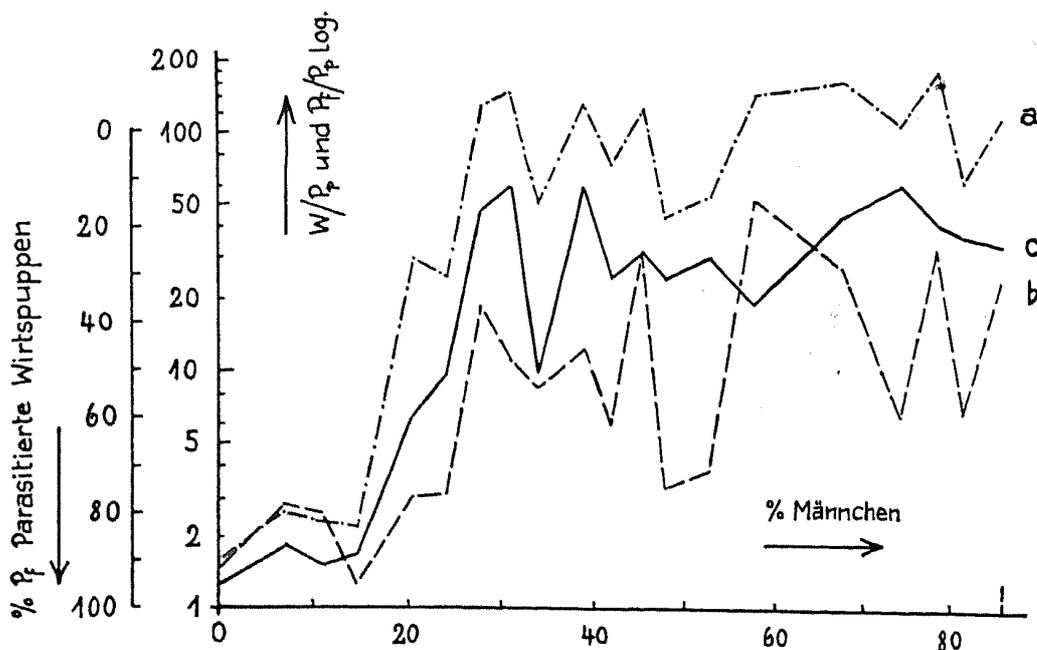


Abb. 13. Darstellung der Ergebnisse der Überinfektionsversuche in Kurven. Der Parasitierungsgrad ausgedrückt in drei verschiedenen Massen:
 a als Zahlenverhältnis der angesetzten Wirtslarven (W) zu den sie mit Eiern belegenden Parasiten (P_p) = W/P_p (S. 221), logarithmisch aufgetragen.
 b Parasitierte Wirtspuppen (P_f) in Prozenten aller Wirtslarven (W) = $P_f \cdot 100/W$ (S. 221).
 c als Zahlenverhältnis der sich entwickelnden Parasiten (P_f = Filialgeneration) zu den zur Zucht angesetzten Parasiten (P_p = Parentalgeneration) = P_f/P_p , logarithmisch aufgetragen (S. 221).

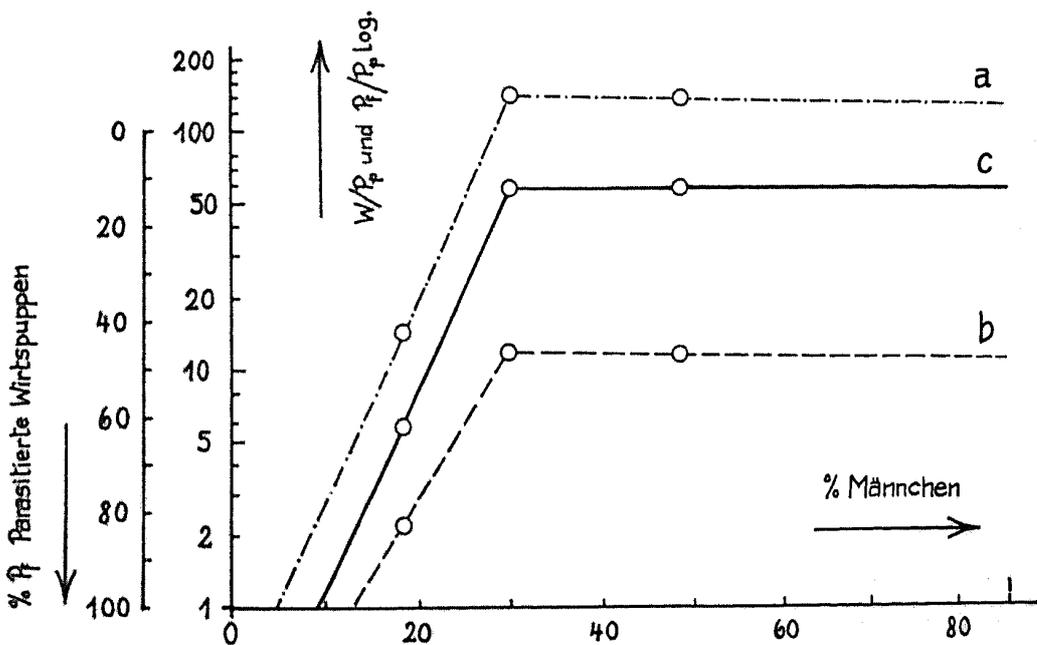


Abb. 14. Darstellung der Ergebnisse der Überinfektionsversuche in einfachster Form. Legende siehe Abb. 13.

3. Wenn eine Wespe in einer Zucht pro Tag über 60 Nachkommen erzielen kann.
4. Wenn die Zahl der parasitierten Puppen unter 45 % liegt.

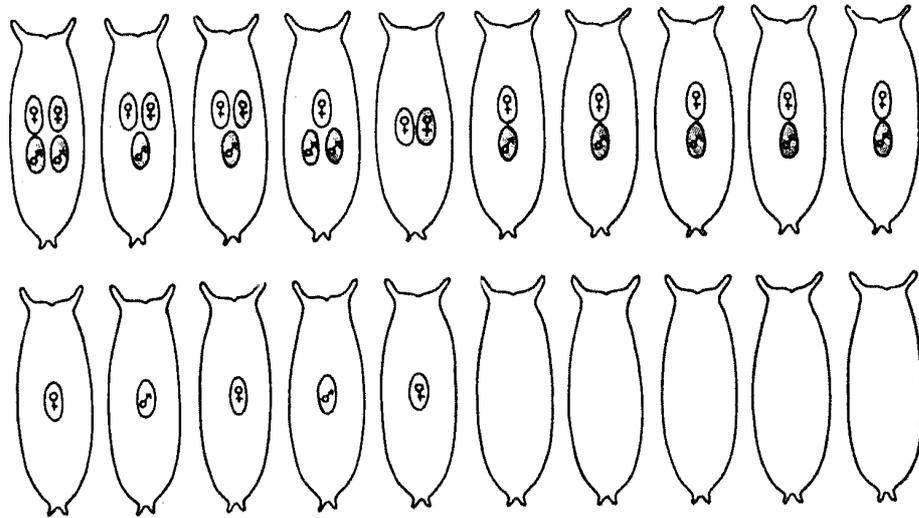


Abb. 15. Schema zur Überinfektion. Verteilung der Eier nach Sektionsbefund auf 20 *Drosophila*-Puparien. Verteilung des Geschlechts der Keime auf Grund des gefundenen durchschnittlichen Geschlechtsverhältnisses in Zuchten (44 % Männchen). Resultat dieser Infektion: 13 Weibchen: 2 Männchen des Parasiten und 5 Wirte. Weisse Ovale in Puparium: Sich durchsetzende Keime. Schraffierte Ovale: Eliminierte Keime.

Um die Wirkungsweise der Überinfektion in einer Zucht zu demonstrieren, wurde auf Abb. 15 ein Schema zur Überinfektion hergestellt. Eine Serie von 20 seziierten Wirtslarven enthielt total 30 Eier, die auf die Wirte wie folgt verteilt waren: 1 Wirt mit 4, 3 Wirte mit 3, 6 mit 2 Eiern, 5 mit 1 Ei und 5 ohne Ei. Nehmen wir auf Grund zahlreicher Versuche eine normale Geschlechtsverteilung von 56 Weibchen zu 44 Männchen an, so müsste sich aus eben erwähnter Serie infolge Überinfektion ein Verhältnis von 13 Weibchen zu 2 Männchen ergeben (Abb. 15). Dieses Verhältnis bleibt sich auch gleich, wenn wir eine Verteilung von 50:50 oder von 60 Weibchen zu 40 Männchen annehmen, weil das Vorhandensein eines weiblichen Keimes genügt, um alle männlichen Keime in derselben Wirtslarve zu vernichten. Es kann also auf Grund von Sektionsergebnissen das Geschlechtsverhältnis für Versuche vorausgesagt werden, wie dies in den im folgenden Abschnitt beschriebenen Versuch bestätigt wird.

Nach den auf S. 230 beschriebenen Versuchen und Sektionsbefunden (Tab. 9) konnte ungefähr vorausberechnet werden, wieviele der in den erwähnten Versuchen weiter gezüchteten Wirtslarven parasitiert sein werden; ausserdem konnte auch das wahrscheinliche Geschlechtsverhältnis der neuen Parasitengeneration auf Grund der Resultate der Überinfektion vorausgesagt werden. In den Versuchen wurden aus acht infizierten Zuchten je 25 Wirts-

larven herausgenommen und sezirt und die Sektionsergebnisse für die Voraussagen verwertet. Die übrigen Wirtslarven dieser acht Zuchten wurden aufgezogen und das Zuchtergebnis mit den Voraussagen verglichen. (Tab. 8), sie bestätigen die Wirkung der Überinfektion. Der Einfachheit halber wurde bei der Berechnung angenommen, dass bei Vorhandensein von mehr als zwei Eiern pro Larve immer ein Weibchen entstehe, bei Infektion mit 1—2 Eiern aber eine Verteilung von zwei unbefruchteten Eiern zu einem befruchteten Ei vorliege entsprechend dem Geschlechtsverhältnis aus Flaschenzuchten (63 % Männchen), da hier „Mehr-Weibchen-Versuche“ (S. 223) besprochen werden. Diese Berechnung stimmt nicht genau, da die Zahlen der unbefruchtet und befruchtet abgelegten Eier nicht in einem exakt berechenbaren Verhältnis zueinander stehen.

TAB. 8. Verteilung der Parasiteneier auf die Wirtslarven, Vergleich der Voraussagen mit den Zuchtergebnissen.

	Versuche bei							
	11°	13°	16,5°	18,5°	21,5°	24,5°	27,5°	30°
Sektionsergebnisse:								
Larven ohne Ei	20	8	1	0	0	1	3	12
„ mit 1 Ei	1	7	3	0	0	1	6	6
„ „ 2 Eiern	4	6	5	0	1	1	7	5
„ „ mehr als 2 Eiern	—	4	16	25	24	22	9	2
Voraussagen:								
Parasiten in Prozent . . .	—	68	96	100	100	96	88	52
Davon Männchen in Prozent	—	35	12	0	4	4	27	38
Zuchtergebnisse:								
Parasiten in Prozent . . .	—	71	88	98	96	95	87	52
Davon Männchen in Prozent	—	50	14	5	19	6	28	7 ¹

Beim Versuch bei 11° ist die Parasitierung zu klein, um die Zahlen überhaupt verwerten zu können. Die Zahl der in der Nachkommenschaft auftretenden Männchen wurde durchwegs zu niedrig vorausgesagt. Die verwerteten Zahlen sind zudem etwas klein. Dass bei 30° keine Parasiten mehr zur vollen Entwicklung gelangen, ist auffällig und wird auf S. 233 eingehender behandelt werden.

Die Möglichkeit der Vorausberechnung eines Zuchtergebnisses erlaubt auch umgekehrt, ein erwünschtes Ergebnis durch eine bestimmte Versuchsdisposition, die aus dem gewünschten Zuchtergebnis rückwärts errechnet werden kann, annähernd zu erzwingen. Da die Vorausberechnung auf Grund von Sektionsbefunden erfolgt und eine normale Weiterentwicklung der Zucht voraussetzt, ist die Möglichkeit gegeben, mit den nichtsezirten Wirtslarven

¹ Alle Parasiten abgestorben, keine geschlüpft.

weiter zu experimentieren und ein eventuell stark von der Voraussage abweichendes Resultat auszuwerten. Diese Vorausberechnung ersetzt den Kontrollversuch nicht, doch ist bei Kontrollversuchen zu berücksichtigen, dass die Bedingungen, z.B. die der Infektion, nicht genau dieselben sein können wie im Experiment. Die Kontrolle eines Versuches durch eine Kontrollzucht wird also durch die Vorausberechnung noch verschärft.

Mit Überinfektion habe ich hier immer einen Sonderfall des Superparasitismus bezeichnet. Dieser Begriff ist von FISKE (1910, zit. nach CAUDRI 1941) eingeführt und von G. SMITH (1916, zit. nach CAUDRI) präzisiert worden. SMITH versteht unter Superparasitismus die normale Entwicklung von mehreren Parasiten derselben Art innerhalb eines Wirtes. Sind mehrere primäre Parasiten verschiedener Arten innerhalb eines Wirtes, so spricht man von Multiparasitismus. Dieser Fall liegt z.B. vor, wenn *Drosophila*-Larven zugleich von *Pseudeucoila* und von *Phaenocarpa* (S. 242) infiziert worden sind. Der Begriff Superparasitismus ist ferner abzugrenzen gegen den Hyperparasitismus, obwohl oder gerade weil der Gebrauch dieser beiden Begriffe nebeneinander sprachlich nicht ganz einwandfrei ist. Von Hyperparasitismus spricht man, wenn ein Parasit parasitiert wird, wenn z.B. die Larve oder die Puppe einer *Pseudeucoila* noch parasitiert würde, wobei dann *Pseudeucoila* der primäre Parasit und ihr Schmarotzer der sekundäre Parasit von *Drosophila* wäre. STÜBEN (1949) schildert den interessanten Fall von Hyperparasitismus innerhalb derselben Art (*Encarsia tricolor*).

Wenn in Fällen von regulärem Superparasitismus (HOLD-AWAY & SMITH 1932, VANDEL 1932 u. 1935) eine starke Überinfektion erfolgt, d.h. wenn ein Parasit zu viele Eier in einen Wirt legt, verschiebt sich das Geschlechtsverhältnis zugunsten der Männchen. Dieses Phänomen findet dadurch seine Erklärung, dass die Weibchen infolge Nahrungsmangel in dem überfüllten Wirt stärker eliminiert werden als die offenbar weniger anspruchsvollen Männchen. Derselbe Effekt zeigt sich nach VANDEL (1935) und CLAUSEN (1939) bei verschiedener Wirtsgrösse; grosse Wirte geben ein Geschlechtsverhältnis stark zugunsten der Weibchen, kleine zugunsten der Männchen.

Bei *Pseudeucoila bochei* liegen die Verhältnisse, wie gezeigt wurde, grundsätzlich anders, weil stets nur ein Parasit pro Wirt zur vollen Entwicklung gelangt, ihm also normalerweise eine genügende Nahrungsmenge zur Verfügung steht. Die Entscheidung, welches Geschlecht zur Entwicklung kommt, wird nicht durch Raum- oder Nahrungsverhältnisse bestimmt, sondern durch einen Unterschied in der

Entwicklung der Geschlechter, der sich in einer frühen Entwicklungsphase (1. Larvenstadium?) zugunsten der Weibchen auswirkt.

Dieser Fall wird kaum einzig dastehen. Viele parasitische Hymenopteren überinfizieren ihren Wirt, so auch die Braconide *Phaenocarpa tabida* (S. 241). Ob auch in diesen Fällen eine Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses zugunsten der Weibchen erfolgt, bleibt noch zu untersuchen.

Die biologische Bedeutung der Überinfektion in der freien Natur ist nicht bekannt. Auf theoretische Folgerungen im Zusammenhang mit dem biologischen Gleichgewicht zwischen Parasit und Wirt soll daher hier nicht eingegangen werden.

VI. WIRKUNGEN VERSCHIEDENER TEMPERATUREN AUF DEN PARASITEN.

1. EINFLUSS VERSCHIEDENER TEMPERATUREN AUF EIABLAGE, ENTWICKLUNGSDAUER, LEBENSDAUER DER IMAGO UND GESCHLECHTSVERHÄLTNIS.

A. Auf die Eiablage.

In einem Stufenthermostaten wurden bei 11—13—16,5—18,5—21,5—24,5—27,5—30° C Durchschnittstemperatur je 15 *Pseudeucoila*-Weibchen auf 2—3 Tage alte Fliegenlarven 24 Stunden lang angesetzt. Diese Weibchen, die selber bei 25° C gezüchtet worden waren und noch nie Gelegenheit zum Eierlegen hatten, wurden vor den Experimenten 24 Stunden lang den betreffenden Temperaturen ausgesetzt, d.h. „vorgekühlt“ und „vorgewärmt“. Je 25 der in jedem Versuche verwendeten Fliegenlarven wurden nach erfolgter Infektion sezirt und die Eier der Parasiten herausgesucht. Tab. 9 zeigt die Verteilung der Parasiteneier auf die Wirtslarven bei den oben erwähnten Temperaturen.

Beim Versuch mit 11° waren nach 24 Stunden „Vorkühlen“ von den 15 Weibchen 10 fast regungslos und nach der Eiablage, also nach 48 Stunden, deren 11. Vier liefen noch herum, nur diese konnten Eier gelegt haben. Die übrigen erholten sich nach einer Stunde Zimmertemperatur völlig. Von den Wirtslarven waren während des Versuches fünf abgestorben, acht gingen danach noch zugrunde.

Aus der Zahl der infizierten Larven, dem Total der abgelegten Eier und dem Auftreten von maximal überinfizierten Wirtslarven geht klar hervor, dass das Optimum für die Legetätigkeit in dieser Versuchsserie zwischen 18,5 und 24,5°, bei 21,5° liegt. Dies ist eine Temperatur, bei welcher noch nicht das Minimum der Entwicklungszeit erreicht

TAB. 9. Verteilung der Parasiteneier auf die Wirtslarven bei verschiedenen Temperaturen.

Eizahl	Larvenzahl							
	11°	13°	16,5°	18,5°	21,5°	24,5°	27,5°	30°
0	20	8	1	—	—	1	3	12
1	1	7	3	—	—	1	6	6
2	4	6	5	—	1	1	7	5
3	—	1	6	3	—	1	6	2
4	—	1	5	4	3	2	2	—
5	—	1	3	3	2	5	1	—
6	—	1	2	5	2	4	—	—
7	—	—	—	4	3	3	—	—
8	—	—	—	2	2	5	—	—
9	—	—	—	—	2	1	—	—
10	—	—	—	2	1	1	—	—
11	—	—	—	1	2	—	—	—
12	—	—	—	—	3	—	—	—
13	—	—	—	—	1	—	—	—
14	—	—	—	—	2	—	—	—
15	—	—	—	—	1	—	—	—
16	—	—	—	1	—	—	—	—
Total der abgelegten Eier	9	37	78	161	215	143	51	22
Total der infizierten Wirte in %	20	68	96	100	100	96	88	52

wird (bei 18° 30 Tage, bei 21° 22 Tage und bei 25° 17 Tage für die Männchen, S. 231). Die Legetätigkeit der Weibchen nimmt von 25° an aufwärts deutlich ab, ebenso bei Temperaturen unter 18° C.

B. Auf die Entwicklungsdauer.

Der Einfluss verschiedener Temperaturen auf die Entwicklungsdauer wurde festgestellt. Auf über 1000 1—2 Tage alte Wirtslarven wurden 50 *Pseud-eucoila*-Weibchen während 24 Stunden bei 25° losgelassen. Aus dieser infizierten Zucht wurden die Wirtslarven auf sieben Zuchtschalen verteilt und im Stufen-thermostaten bei 11—13—16—18—21—27—30° C Durchschnittstemperatur gehalten. Die Temperaturschwankungen waren geringfügig, ungefähr 0,5°, einzig für 30° betrug sie $\pm 1^\circ$ C. Eine Kontrollzucht wurde bei der Standardzuchttemperatur von 25° C gleichzeitig mitgeführt. Auf Tab. 10 sind die verschiedenen Entwicklungszeiten des Wirtes und des Parasiten von Eiablage bis zum Schlüpfen aufgeführt.

Bei einer durchschnittlichen Zuchttemperatur von 11° C ist eine erfolgreiche Entwicklung bis zur schlüpfreifen Imago für Parasit und Wirt eine Selten-

TAB. 10. Entwicklungszeiten des Wirtes *Drosophila melanogaster* und seines Parasiten *Pseudeucoila bochei* von der Eiablage bis zum Schlüpfen bei verschiedenen Zuchttemperaturen, in Tagen.

Versuche bei	11°	13°	16°	18°	21°	25°	27°	30° C
<i>Drosophila</i> schlüpfen nach	58	22—37	19—32	16—25	11—13	9—11	8—11	8—11 Tagen
Erste <i>Pseudeucoila</i> -Männchen schlüpfen nach . .	96 ¹	58	40	30	22	17	19	— "
Erste <i>Pseudeucoila</i> -Weibchen schlüpfen nach . . .	—	61	43	32	24	19	19	— "
Letzte Wespen schlüpfen nach	—	72	52	39	29	23	23	— "
Minimale Entwicklungsdauer von <i>Pseudeucoila</i> bis zur Vollarve	40	19	15	11	9	7	7	— "
von Vollarve-Nymphe . .	9	7	4	4	2	2	2	— "
von Nymphe-pigmentierte Imago	42	19	13	8	7	5	6	— "
von pigment. Imago-Schlüpfen	5 ¹	13	8	7	4	3	4	— "

heit, da sowohl die Entwicklung des Wirtes als auch die des Parasiten nicht mehr ungestört ablaufen können. Die meisten Wirte starben schon als Larven ab, nur 13 verpuppten sich, aber nur eine *Drosophila* und ein *Pseudeucoila*-Männchen kamen noch zum Schlüpfen. Dieses Männchen schlüpfte aber erst, nachdem der Versuch nach 90 Tagen abgebrochen und die Zucht bei Zimmertemperatur (20°) weitergeführt wurde. Ein zweites Männchen bewegte sich im Wirtspuparium bis zum 100. Tage ohne zu schlüpfen.

Von 13° C an aufwärts verläuft die Entwicklung von Wirt und Parasit ungestört bis gegen 27° C. Dann beginnen sich Störungen als Folge der hohen Temperatur zu zeigen. Die minimale Entwicklungsdauer von 17 Tagen für Wespenmännchen bei 24—25° C wird nicht mehr erreicht. Bei 30° C entwickeln sich keine Parasiten mehr, und es sind weder Puppen noch Larven davon feststellbar. Sie sterben offenbar sehr früh im Innern des Wirtes ab, der aber der Parasitierung trotzdem erliegt (S. 233).

Alle Versuche zeigen, dass die Zeitspanne, während welcher die Nachzucht schlüpft, immer bedeutend länger ist als diejenige der Eiablage durch die Eltern. Wenn die Eiablage im Versuche 24 Stunden lang möglich war, schlüpfen Wespen, die sich aus der Zucht entwickelten, bei 25° C während 5 Tagen, bei 13° während 12 Tagen. Daraus geht hervor, dass man bei der Festlegung einer für eine bestimmte Temperatur normalen Entwicklungsdauer sich nicht nur auf die minimale Dauer stützen darf. Die Entwicklungsdauer zeigt individuelle Schwankungen, die innerhalb bestimmter Grenzen als normal bezeichnet

¹ Fünf letzte Tage bei Zimmertemperatur.

werden müssen. Es zeigt sich z.B. bei 25°, dass die ersten Männchen wohl schon am 17. Tage nach der Eiablage schlüpfen, die Hauptmasse aber erst am 18. und 19. Tage. Es wird deshalb zweckmässig sein, bei der Entwicklungsdauer das Schlüpfen der ersten und der Hauptmasse anzugeben, sowie den letzten normalen Schlüpftermin. Dieser kann berechnet werden, indem man die Zeitspanne zwischen dem Schlüpfen der ersten und dem der Hauptmasse noch einmal hinzuzählt. Zahlenmässig kann dies z.B. für eine Zuchttemperatur von 25° C so ausgedrückt werden: 17,8 Tage \pm 1,3 Tage für Männchen. Erst was noch später schlüpft, zeigt eine Verzögerung der Entwicklung. Für jede Temperatur muss dies gesondert bestimmt werden.

Wie ich in verschiedenen Zuchten feststellte, kann die Entwicklungsdauer gelegentlich sehr viel länger sein, bei 25° bis 28 Tage für beide Geschlechter. Wespen, die sich langsamer als normal entwickeln, habe ich als Nachzügler (S. 214) bezeichnet. Solche treten in jeder Zucht auf, allerdings bei geringer Populationsdichte des Wirtes viel seltener als in übervölkerten Zuchten. Damit kann diese Erscheinung zum Teil wenigstens auf Nahrungsmangel beim Wirt zurückgeführt werden, da sich dieser verspätet verpuppt.

Nach dem Prozentsatz der auftretenden Nachzügler kann auf die Zuchtbedingungen rückgeschlossen werden, was bei Experimenten (Kontrollen) sehr wichtig sein kann zur Vermeidung falscher Schlüsse. In zehn kontrollierten Flaschenzuchten entwickelten sich z.B. von total 1764 Wespen 28,2 % als Nachzügler (9,8—63,8 %). Dieser Prozentsatz ist sehr hoch, wie ein Vergleich mit den Zuchtergebnissen in einer grossen Zuchtschale mit annähernd optimalen Bedingungen zeigt. In dieser Zucht entwickelten sich von 518 Individuen nur 13 oder 2,5 % als Nachzügler. Dieser Vergleich zeigt, dass Ergebnisse aus Flaschenzuchten mit einiger Vorsicht zu bewerten sind, besonders weil in Zuchten mit vielen Nachzüglern auch immer ein grösserer Prozentsatz von Wespen vor dem Schlüpfen abstirbt. In einer guten Zucht sollte der Prozentsatz an Nachzüglern 5 % nicht übersteigen.

C. Auf die Lebensdauer der Imago.

Die maximale Lebensdauer der Imagines konnte bei 25° C Zuchttemperatur mit 11 Tagen für beide Geschlechter festgestellt werden. CAUDRI (1941) gibt für *Alysia manducator* für die Männchen eine Lebensdauer der Imago von maximal 23 Tagen an, im Durchschnitt 12,6 Tage, für die Weibchen von 28 Tagen, resp. 13,7. *Alysia* ist allerdings etwas grösser als *Pseudeucoila*. Merkwürdigerweise gibt er an, die Lebensdauer sei von der Temperatur unabhängig, was kaum richtig sein kann. Ich fand für *Pseudeucoila* eine wesentliche Verlängerung der Lebensdauer bei tiefen Temperaturen. Die längste festgestellte Lebensdauer erreichte ein Weibchen mit 31 Tagen

bei einer Durchschnittstemperatur von $13,8^{\circ}\text{C}$ ($11,6^{\circ}$ — $16,1^{\circ}$). Seine Nachkommen schlüpfen aber erst 68 Tage nach seinem Tode. Bei 25° schlüpfen die ersten Männchen nach 17—18 Tagen (S. 231), die Weibchen nach 19—20 Tagen (Lebensdauer 11 Tage). Die Generationen überlappen sich also nie.

D. Auf das Geschlechtsverhältnis.

Bei der üblicherweise angewandten Zuchttemperatur von 25°C wurde in Flaschenzuchten ein Geschlechtsverhältnis von 1,7 Männchen zu 1 Weibchen herausgefunden (S. 218). Da die hier zu besprechenden Temperaturversuche mit vielen Weibchen pro Zucht durchgeführt wurden, kann das daraus resultierende Geschlechtsverhältnis mit dem oben erwähnten verglichen werden (Bei „Ein-Weibchen-Versuchen“ verschiebt sich das Geschlechtsverhältnis etwas zugunsten der Weibchen, S. 219).

Die in Tab. 11 zusammengestellten Resultate zeigen, dass das Geschlechtsverhältnis bei Temperaturen von 13 — 21°C dem aus den Flaschenzuchten erhaltenen (63 % Männchen) entspricht. Bei 27° tritt ein deutliches Absinken der Parasitenzahl und eine Verschiebung zugunsten der Weibchen auf. Es ist

TAB. 11. Geschlechtsverhältnis der Parasiten bei verschiedenen Zuchttemperaturen.

$^{\circ}\text{C}$	Total Parasiten	Prozent Männchen
13	126	68
16	142	60
18	79	58
21	126	60
27	37	22

möglich, dass die Ausfälle bei hohen Temperaturen die Männchen stärker betreffen, doch sind die erhaltenen Zahlen zur Auswertung zu klein. Die Temperatur bei der Eiablage scheint auf das Geschlechtsverhältnis der Nachzucht keinen Einfluss zu haben, d.h. es konnte nicht nachgewiesen werden, ob bei tiefer Temperatur etwa weniger befruchtete oder unbefruchtete Eier gelegt werden als bei hoher.

2. DIE UNTERSCHIEDLICHE EMPFINDLICHKEIT AUF HOHE TEMPERATUREN BEI WIRT UND PARASIT.

Als Ergebnis aus parasitierten Zuchten wäre zu erwarten, dass sich entweder eine Fliege oder eine Wespe in einem Puparium entwickelt und schlüpft, Ausfälle treten jedoch meistens auf. Betrachten wir diese, wie sie in dem auf S. 229 angegebenen Temperaturversuch aufgetreten sind (Abb. 16),

WERNER JENNI

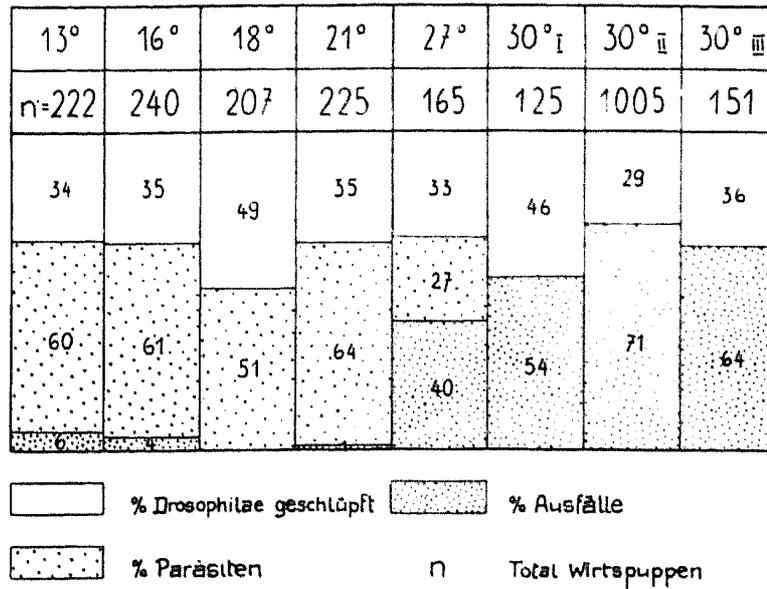


Abb. 16. Prozentanteil der geschlüpften Wirte, der auftretenden Parasiten und der Ausfälle aus Versuchen mit verschiedener Zuchttemperatur.

so fällt sofort deren gewaltiges Ansteigen bei den hohen Temperaturen auf, sowie das Absinken der Zahl der sich entwickelnden Parasiten auf Null.

Der Versuch bei 30° wurde noch durch zwei weitere (II u. III) ergänzt. Da alle Zuchten unter denselben Bedingungen infiziert wurden, ist anzunehmen, dass der Parasitierungsgrad bei allen Versuchen annähernd derselbe war. Die Parasiten sind aber bei 30° C alle umgekommen und unter den Ausfällen zu suchen. Es scheint, dass die Wespen in ihrer Entwicklung gehemmt werden, bei der noch leicht gesteigerten Entwicklungsgeschwindigkeit des Wirtes nicht mehr mitkommen und als Larven in der zur völligen Metamorphose gelangenden Fliege absterben; diese stirbt aber ebenfalls.

In der kritischen Temperaturzone (27° C und höher) müsste nach dem eben gezogenen Schluss die Zahl der Parasiten plus Ausfälle zusammen ungefähr der Parasitenzahl bei tieferen Temperaturen entsprechen. Dies ist auch tatsächlich der Fall, wie Abb. 16 zeigt.

Ob bei hohen Zuchttemperaturen die Ausfälle bei *Drosophila* ohnehin grösser werden, wurde bei Kontrollen untersucht. Es ist nicht in bedeutungsvoller Masse der Fall. Dies zeigen auch die Prozentsätze der in allen Versuchen geschlüpften Fliegen.

Wir stellen also einen deutlichen Temperatureffekt fest. Höhere Zuchttemperaturen (27° C und höher) hemmen die Entwicklung des Parasiten, sodass nur noch ein kleiner Prozentsatz bzw. gar keine Parasiten mehr zur fertigen Entwicklung gelangen, wäh-

rend unter gleichen Temperaturbedingungen noch ein hoher Prozentsatz der Fliegen schlüpft.

Im Folgenden soll dieser Temperatureffekt genauer analysiert werden. Vier grössere Zuchtschalen mit mehreren Hundert 1—3 Tage alten Fliegenlarven wurden 24 Stunden lang 5—8 Wespen ausgesetzt. Darauf wurden diese Zuchten im Thermostaten bei 23,5, 25, 26 und 27,5° C Durchschnittstemperatur gehalten und das Zuchtergebnis mit allen Ausfällen genau kontrolliert. Tab. 12 wiedergibt die Versuchsergebnisse.

TAB. 12. Zuchtergebnisse im Temperaturbereich von 23,5—27,5° C.

Versuche bei	I 23,5°	II 25°	III 26°	IV 27,5°
Zahl der Wirtspuppen	664	876	633	989
% Fliegen geschlüpft	75	84	80	78
% Parasiten in Entwicklung	17	8	8	5
% Ausfälle „ohne feststellbaren Parasiten“ . .	8	8	12	17
% Ausfälle „mit festgestelltem Parasiten“ (in % aller Parasiten)	6	11	36	67
Erste Parasitenmännchen schlüpfen nach . . .	18	18	17	17 ¹ Tagen
Erste Parasitenweibchen schlüpfen nach . . .	20	19	18	19 „

Die Ausfälle wurden in diesen Versuchen genau untersucht und aufgeteilt in solche „mit festgestelltem Parasiten“ und solche „ohne feststellbaren Parasiten“. Betrachten wir die Resultate (Tab. 12), so stellen wir bei den Versuchen von I—IV eine Zunahme der Ausfälle „ohne feststellbaren Parasiten“ bei zunehmender Temperatur auf das Doppelte fest, die parallel zu einer Abnahme der „Parasiten in Entwicklung“ um zwei Drittel geht. Die Ausfälle „mit festgestelltem Parasiten“ nehmen sehr stark zu mit steigender Temperatur. Die Zahl der noch zum Schlüpfen gelangenden Wespen nimmt infolgedessen sehr stark ab. Bei den Ausfällen „ohne feststellbaren Parasiten“ darf, wie schon erwähnt, angenommen werden, dass ein Teil davon auch noch parasitiert war, dass der Parasit aber in einem frühen Stadium im Innern des Wirtes abgestorben ist und dadurch den Tod des Wirtes herbeigeführt hat.

Die mit zunehmender Temperatur gleitende Abnahme der Zahl der noch zum Schlüpfen gelangenden Wespen und die auf verschiedene Entwicklungsstadien verteilten Ausfälle deuten darauf hin, dass hohe Temperaturen offenbar nicht auf ein bestimmtes Entwicklungsstadium des Parasiten einwirken. Die Entwicklung wird im Ganzen gehemmt und etwas verlangsamt, wie dies das leichte Ansteigen der Entwicklungsdauer bei Versuch IV schon andeutet. Damit wird offenbar die Harmonie zwischen Entwicklungsgeschwindigkeit des Wirtes und des Parasiten entscheidend gestört. Der Parasit vermag bei der noch leicht gesteigerten Entwicklungsgeschwindigkeit des Wirtes das

¹ 4—11 Stunden nach III.

Stadium, welches bei der Verpuppung des Wirtes erreicht sein sollte, um durchzukommen, immer seltener zu erreichen. Der Wirt gelangt dadurch über das Stadium (Histolyse), während welchem er vom Parasiten normalerweise restlos aufgezehrt wird, hinaus bis zur Bildung der Imago und stirbt dann allerdings ab. Bei 30° C gelingt es einem Parasiten überhaupt nie mehr, sich voll zu entwickeln. Alle gehen zugrunde (Abb. 16).

3. EINFLUSS EXTREMER TEMPERATUREN AUF VERSCHIEDENE ENTWICKLUNGSSTADIEN DES PARASITEN.

A. Einfluss hoher Temperatur.

Wie im vorhergehenden Kapitel ausgeführt worden ist, hemmt hohe Temperatur (27° C und höher) die Entwicklung des Parasiten. Indem verschiedene Entwicklungsstadien des Parasiten verschieden lang 30° C ausgesetzt wurden, konnte untersucht werden, ob ein temperaturempfindliches Entwicklungsstadium die Verzögerung verursache. Pro Versuch wurden immer mehrere Hundert Tiere verwendet. Vor und nach der Exposition in 30° C wurden die Zuchten bei 25° C gehalten. Tab. 13 zeigt die Resultate.

Die gehäuft auftretenden „verspäteten“ Parasitenlarven (S. 213) sind nicht immer auf eine Verzögerung der Entwicklung durch Einfluss von hoher Temperatur zurückzuführen, wie dies aus der minimalen Entwicklungszeit der Parasiten bis zum Schlüpfen hervorgeht. Die leichte Beschleunigung der *Drosophila*-Entwicklung und das zum Teil schon etwas vorgerückte Alter (3 Tage bei Infektion) der vorgesetzten Wirtslarven können ebenfalls zur Bildung solcher „verspäteter“ Larven führen, auch in Normalzuchten bei 25°, wie die Kontrolle (K in Tab. 13) zeigt. Von Versuch VI an allerdings wird die Verspätung allgemein, alle Parasitenlarven sind „verspätet“, und es ist nun eine echte Verspätung, wie die in Tab. 13 angeführten Entwicklungszeiten deutlich zeigen. Die Entwicklung wird offensichtlich nur während der Expositionszeit in höherer Temperatur gehemmt, eine Nachwirkung ist nicht feststellbar. Einzig bei Versuch XII mit 120-stündiger Exposition in 30° C kommt es zu einer Dauerschädigung. Die Entwicklungsdauer verzögert sich bis zum Auftreten der Vollarve von 7 auf maximal 15 Tage. Die Parasiten vermögen sich nach der 5-tägigen Exposition in 30° C nur in seltenen Fällen und mit 8-tägiger Verspätung auf die Kontrollen noch bis zur Puppe zu entwickeln und sterben dann ab. Die meisten sterben aber schon in einem früheren Stadium. Vollarven und Puppen des Parasiten ertragen 30° C während längerer Zeit ebenfalls nicht. Die Entwicklung geht im besten Falle noch neun Tage weiter bis zur vollen Pigmentierung der Imago. Zum Schlüpfen kommt es nie, alle sterben ab.

Ein für Temperaturschädigung besonders empfind-

TAB. 13. Züchtergebnisse und Entwicklungszeiten nach verschieden langer Einwirkung von 30° C auf verschiedene Entwicklungsstadien von *Pseudeucoila*. (K = Kontrollversuch bei 25° C.)

Versuche	K											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Entwicklungsstadium (Tag)	—	1.	3.	4.	1./2.	1. 2.	3 4.	1. 3.	2-4.	1.-4.	2.-5.	1.-5.
Dauer der Exposition in 30° C in Stunden	0	8	8	8	je 8	48	48	72	72	96	96	120
„Verspätete“ Larven	1/5—2/3											
% Ausfälle „ohne feststellbaren Parasiten“	4	11	0	0	36	—	8	85	42	91	96	99
% Ausfälle „mit festgestelltem Parasiten“	11	21	2	21	5	—	14	8	11	4	3	1
% Parasiten geschlüpft (in % aller Parasiten)	85	68	98	79	59	—	73	7	47	5	1	0
Minimale Entwicklungszeiten in Tagen bis zum Auftreten von „verspäteten“ Larven	6	7	—	—	7	—	9	10	9	11	11	13
bis zum Schlüpfen der ersten Männchen	17	17	17	18	18	19	20	21	21	21	21	—

liches Larvenstadium konnte nicht nachgewiesen werden.

Betrachten wir die Zahlen der Ausfälle (Tab. 13), so fällt von Versuch VIII an auf, wie stark die Zahl an nicht geschlüpften *Drosophilae*, die als Imagines in ihren Puparien abgestorben sind, zunimmt. Parallel dazu verläuft die Abnahme der Parasiten bis auf Null. Dies ist eine Feststellung, die schon in den vorgängig besprochenen Temperaturversuchen gemacht worden ist (Abb. 16, S. 234). In den Kontrollen, die den Versuchen I—XII entsprechen, in denen also auch die Fliegenlarven nur kürzere Zeit 30° C ausgesetzt waren, traten aber gar keine grösseren Ausfälle an *Drosophilae* als in Normalzuchten auf. Die Zunahme der Ausfälle ist also auf Parasitierung zurückzuführen. Es darf deshalb die Vermutung ausgesprochen werden, dass die bei den Versuchen mit längerer Einwirkung von hoher Temperatur zu erwartenden, aber nicht auftretenden Parasiten in den als Imagines oder in jüngeren Entwicklungsstadien in den Puparien abgestorbenen *Drosophilae* stecken. Es ist dies eine Bestätigung der auf S. 235 besprochenen Versuche. Die abgestorbenen Parasiten lassen sich bei der Sektion der Wirtsleichen aber nicht mehr feststellen, da sie offenbar rasch zerfallen.

Zusammenfassend stellen wir fest, dass die Entwicklung der jungen Parasitenlarven umso stärker verlangsamt wird, je länger diese hoher Temperatur ausgesetzt sind, während die Fliegenentwicklung noch leicht beschleunigt wird. Die Parasiten haben bei geringer Dauer der Temperaturerhöhung zunächst noch eine Chance, als „verspätete“ Larven mit der Entwicklung fertig zu werden und als Nachzügler mit Verspätungen bis zu zehn Tagen zu schlüpfen. Bei längerer Einwirkung höherer Temperatur gelingt dies nicht mehr, und schliesslich sterben die Parasiten schon als kleine Larven im Innern ihres Wirtes ab, der infolge des in seinem Innern absterbenden und zerfallenden Parasiten ebenfalls zugrunde geht.

B. Einfluss tiefer Temperaturen.

Einige Hundert *Drosophila*-Larven wurden am ersten Tage nach der Parasitierung 24 resp. 48 Stunden lang 8—8,5° C ausgesetzt. Darauf wurde die Temperatur im Laufe von 24 Stunden allmählich wieder auf 25° erhöht und die beiden Zuchten bei dieser üblichen Zuchttemperatur weiter gezogen. In beiden Experimenten fielen der Kälte ein Drittel bis ein Viertel der Fliegenlarven während oder kurz nach der Exposition zum Opfer. Tab. 14 orientiert über das Schicksal der nicht als Larven abgestorbenen Versuchstiere.

Bei Versuch I traten nur wenige Parasiten als „verspätete“ auf (S. 213), im Versuch II aber fast alle, und die Ausfälle sind bedeutend höher (75 % gegenüber 12 % bei I). In diesen Versuchen fällt nun die Beschleunigung der

TAB. 14. Einfluss tiefer Temperatur (8° C) auf die Entwicklung von *Pseudeucoila*.

Versuche	I 24 h in 8° C	II 48 h in 8° C
Zahl der Versuchstiere	166	502
% <i>Drosophilae</i> geschlüpft	21	40
% Ausfälle „ohne feststellbaren Parasiten“	9	37
% Ausfälle „mit festgestelltem Parasiten“	0	7
% Parasiten geschlüpft	70	16
Entwicklungszeit der <i>Pseudeucoila</i> -Männchen in Tagen	18	20

Drosophila-Entwicklung dahin. Durch die Kälte werden jedoch nicht beide Organismen, Wirt und Parasit, gleich stark in ihrer Entwicklung beeinflusst, d.h. gehemmt. Aus der Zahl der „verspäteten“ Larven und der Grösse der Ausfälle ergibt sich, dass nach 24-stündiger Exposition noch keine differente Wirkung für Wirt und Parasit feststellbar wird, nach 48-stündiger ist sie aber sehr deutlich.

C. Schlussfolgerung.

Jedem Organismus sind durch hohe und tiefe Temperaturen Existenz-Grenzen gesetzt, diese bedingen zum Teil seine geographische Verbreitung. Es ist möglich, dass *Pseudeucoila bochei* der für sie entwicklungshemmenden Tendenz höherer Temperaturen wegen vom tropischen, vielleicht schon vom subtropischen Gebiet als Parasit von *Drosophila melanogaster* ausgeschlossen ist. Eine Entwicklung in wärmeren Zonen wäre denkbar, wenn eine andere *Drosophila*-Art mit etwas längerer Entwicklungszeit als Wirt benützt werden könnte. Wir dürften dann im zoogeographischen Sinne von einem vikarierenden Wirte sprechen. Es wäre allerdings noch zu untersuchen, ob *Pseudeucoila* auf den grösseren *Drosophila*-Arten, die eine etwas längere Entwicklungszeit als *Drosophila melanogaster* aufweisen (S. 193), bei Temperaturen von 27° und darüber ihre Entwicklung normal beenden könnte. Wie Zuchtversuche mit Vollarven und Puppen des Parasiten bei 30° C zeigen (S. 236), ist allerdings eine volle Entwicklung schon bei 30° C ausgeschlossen. Immerhin ist die Spanne von 27—30° C noch gross genug, um *Pseudeucoila* noch Lebensmöglichkeiten zu bieten. Nur 1° Differenz in der Durchschnittstemperatur vermag schon über Leben- oder Nichtlebenkönnen zu entscheiden. Auch bei uns in der Schweiz dürfte die Entwicklung von *Pseudeucoila bochei* in heissen Sommern gelegentlich gestört werden. Es muss aber beigefügt werden, dass das Milieu im Thermostaten nicht ohne weiteres dem der freien Natur gleichgesetzt werden darf (Luftfeuchtigkeit, Substrat). *Drosophila melanogaster* zeigt aber auf alle Fälle eine um einige Grade grössere Temperaturspanne,

innerhalb welcher sie zu gedeihen vermag, als *Pseudeucoila bochei*, deren normale Entwicklungsmöglichkeiten zwischen 13 und 26° C liegen mit einem Optimum zwischen 18—22° C (S. 229). Der Parasit ist also in Bezug auf Temperatureinflüsse nicht völlig auf den Wirt *Drosophila melanogaster* abgestimmt.

VII. MUTATIONEN VON *PSEUDEUCOILA BOCHEI* WELD.

Die Nachkommen vieler Zuchten wurden unter der Binokularlupe untersucht auf auffällige Veränderungen in Bezug auf Farbe und Gestalt. Von den weit über 10 000 kontrollierten Tieren zeigten in einem Falle ca. 40 Männchen und ein Weibchen einer Zucht unregelmässig verkrümmte Fühler, sodass deren Segmentzahl nicht genau festgestellt werden konnte. Die meisten dieser Tiere starben im Puparium ab. Die Lebenden wurden weiter gezüchtet, bei ihren Nachkommen wieder normale Fühler erhalten. Vereinzelt traten in andern Zuchtflaschen auch solche Tiere auf; die Eigenschaft konnte aber nie genetisch gefasst werden. Herr Priv.-Doz. Dr. H. GLOOR, Zürich, der mir, wie erwähnt, dieses Wespenmaterial zur Untersuchung überlassen hat, hatte seinerzeit ebenfalls in einer Zucht Tiere mit veränderter Fühlerform erhalten. Allerdings erschienen jene regelmässig in bestimmter Weise verbogen. Auch hat sich diese Eigenschaft etwa sechs Generationen lang erhalten.

Spontane auffällige Mutationen (Farb- und Gestaltsveränderungen) sind offenbar bei *Pseudeucoila bochei* sehr selten, die Erbsubstanz scheint sehr stabil zu sein. R. MILANI (1947) kommt für eine andere auf *Drosophila melanogaster* parasitierende Hymenoptere *Pachineuron vindemmiae* zur selben Feststellung. Darin unterscheidet sich *Pseudeucoila bochei* wesentlich von den *Habrobracon*-Arten, die von WHITING (Viele Arbeiten, 1918 bis heute) u. a. genetisch eingehend untersucht werden konnten dank der aufgetretenen Mutationen.

VIII. VERGLEICH MIT *PHAENOCARPA TABIDA* NEES., EINER BRACONIDE ALS LARVENPARASIT VON *DROSOPHILA MELANOGASTER*.

Phaenocarpa tabida NEES. ist eine kleine, kaum 2 mm lange Braconide, die in der freien Natur häufig als Larvenparasit einiger Drosophiliden auftritt. Leider lässt sie sich nicht so leicht wie *Pseudeucoila* züchten. Die Zahl der Nachkommen in den Zuchtflaschen ist häufig ungenügend, meistens sogar kleiner als die der angesetzten Eltern. Gegen den Winter treten zudem trotz gleichmässig hoher Temperatur im Thermostaten die meisten Larven vor ihrer Verpuppung in Diapause. Dies unterscheidet sie

von *Pseudeucoila*, bei der ich eine Diapause überhaupt nicht beobachten konnte. Die Entwicklungszeiten werden dadurch auf viele Wochen ausgedehnt. Nur wenige Exemplare entwickelten sich jeweilen ohne Diapause und schlüpfen nach 17—18 Tagen bei 25° C.

CAUDRI (1941) vermag bei der Braconide *Alysia manducator* die Entwicklungszeit ebenfalls nicht genau zu fassen. Er zitiert folgende von früheren Autoren festgestellte Entwicklungszeiten in Tagen: GRAHAM 25—95, ALTON 33—52, MYERS 35—95 (typisch 41), MORGAN 35—65. Er selber fand 33—90 (typisch 40—50) Tage. Bei all diesen Daten fehlen aber die Temperaturangaben; von älteren Autoren wurden nach CAUDRI Temperatureinflüsse auf die Entwicklungszeit völlig in Abrede gestellt. Die Schwierigkeit besteht auch bei *Alysia* darin, dass sie im letzten Larvenstadium in Diapause verharren kann. CAUDRI vermutet, dass den verschiedenen langen Entwicklungszeiten Erbfaktoren zugrunde liegen, da aus Zuchten der gleichen Eltern bei gleichen Bedingungen die Entwicklungszeiten ganz verschieden herauskommen. Es müsste somit möglich sein, Stämme mit längerer Diapause oder solche ohne eine solche zu züchten.

Für unsere *Phaenocarpa* trifft diese Tatsache der individuell verschiedenen Entwicklungszeiten in einer Zucht völlig zu. Es soll hier aber nicht weiter darauf eingegangen werden. Da die Diapause je nach Individuum verschieden lang dauerte, wurde es im Winter jedesmal unmöglich, genügend Tiere für eine weitere Zucht zu erhalten. Wärme, Kälte, Feuchtigkeit und Trockenheit hatten keinen Einfluss auf die Dauer der Diapause. Mit intensiver Belichtung (gleichzeitig Wärme) konnte in einem Versuche die Diapause beendet und die Weiterentwicklung angeregt werden.

Einige Daten über ihre Entwicklung konnten aber doch festgestellt werden. So schlüpfen die ersten Nachkommen, wie erwähnt, bei einer Zuchttemperatur von 25° C am 17. Tage nach der Eiablage, und zwar beide Geschlechter gleichzeitig. Wie bei *Pseudeucoila bochei* entwickelt sich bei *Phaenocarpa tabida* ebenfalls nur ein Parasit pro Wirt zur fertigen Imago. Diese benützt aber beim Schlüpfen als Ausgangspforte den Deckel des Drosophilapupariums, beisst also kein Loch aus der Puparienwand heraus wie die Cynipide *Pseudeucoila*. Allerdings konnte ich auch nie ein Tier beobachten, das in „verkehrter“ Lage im Wirtspuparium lag, während diese „verkehrte“ Stellung, also Kopf nach hinten, bei *Pseudeucoila* in rund 2 % in den Zuchten gefunden werden konnte (S. 207). Die Eier von *Phaenocarpa* sind viel kleiner als diejenigen von *Pseudeucoila*. Es sind Scheibchen mit einer Verdickung gegen die Mitte zu und messen ca. 100 μ im Durchmesser. Sie werden offenbar recht häufig in grösserer Zahl in die Wirtslarven abgelegt, wie dies Sektionsbefunde zeigten. Die durch *Phaenocarpa* parasitierten Wirtspuparien können von denen, die durch *Pseudeucoila*

parasitiert sind, nach einigen Tagen der Entwicklung leicht unterschieden werden, da sie sich deutlich dunkler färben.

Es interessierte mich vor allem, ob *Phaenocarpa* bei Überinfektion denselben Effekt der Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses zugunsten der Weibchen zeige wie *Pseudeucoila*. Leider verhinderten die ungünstigen Zuchtergebnisse eine klare, statistisch gesicherte Feststellung. Hingegen zeigten Sektionen von Wirtslarven, dass in den Zuchtflaschen überinfiziert wird und zwar sehr massiv, enthielten doch viele Wirtslarven Dutzende von Eiern (festgestelltes Maximum 43), z. T. in ganzen Klumpen beisammen, was auf eine gleichzeitig erfolgte Ablage durch dasselbe Weibchen schliessen lässt. Dies ist wiederum eine Erscheinung, die ich bei *Pseudeucoila* nie feststellen konnte. Diese massive Beschickung mit Eiern erscheint mir allerdings unnatürlich. Vielleicht ist sie auf die „Gefangenschaft“ zurückzuführen und ist möglicherweise schuld daran, dass die Zuchten nicht geraten. Es ist auch möglich, dass eine Verzögerung der Eiablage zu dieser Massierung der Eier führt, denn *Phaenocarpa*-Weibchen, die zum zweiten Male zur Eiablage kamen, legten pro Wirtslarve nur noch 1—3 Eier ab. Die Zahl der im Ovar vorhandenen Eier scheint bei Braconiden allgemein höher zu sein als bei Cynipiden ähnlicher Körpergrössen. Diese Erscheinung wird mit der Eigrosse zusammenhängen. Für die Braconide *Alysia manducator* fand G. SMITH im Maximum 549 Eier, ALTON 325—416 (beide zitiert nach CAUDRI 1941), während ich die Zahl der Eier bei *Pseudeucoila* auf höchstens 300 schätze. Möglicherweise ist auch die Eibildung bei *Phaenocarpa* nach dem Schlüpfen noch nicht abgeschlossen, während sie für die Cynipiden, also auch für *Pseudeucoila*, als abgeschlossen gilt (FRÜHAUF 1923). Eine Verteilung der Eier auf die Larven in der Weise, wie sie für *Pseudeucoila* festgestellt werden konnte (S. 191), wurde bei *Phaenocarpa* nie beobachtet. In den Zuchten fanden sich regelmässig neben einer grösseren Anzahl massiv überinfizierter Wirtslarven noch sehr viele nicht infizierte vor.

Ich konnte nicht mit Sicherheit feststellen, ob die Fliegen der Gattung *Drosophila* und insbesondere der Art *Drosophila melanogaster* Hauptwirte oder nur Gelegenheitswirte von *Phaenocarpa tabida* sind. Die Beobachtung, dass *Phaenocarpa* in *Drosophila*-Fangflaschen viel häufiger gefangen worden ist als *Pseudeucoila*, könnte allerdings zur Annahme verleiten, *Drosophila melanogaster* sei Hauptwirt.

Konkurrenzversuch *Phaenocarpa*-*Pseudeucoila*.

Es stellte sich die Frage, ob *Drosophila*-Larven von beiden Parasiten zugleich infiziert würden, und welcher von beiden sich dann durchzusetzen vermöge. Es wäre dies ein Fall von Multiparasitismus (S. 228).

Ich setzte in einer grossen Zuchtschale 70 Fliegenlarven 40 *Phaenocarpa*-

und 20 *Pseudeucoila*-Weibchen aus. Beide Arten begannen sofort mit der Eiablage. Aus der Versuchszucht und einer Kontrollzucht mit *Phaenocarpa* allein wurden während der ersten fünf Tage von der Eiablage weg eine Anzahl Wirtslarven entnommen und seziiert.

Im Versuche waren die *Phaenocarpa*-Weibchen in der Überzahl, ihre Legetätigkeit war viel intensiver, wie die folgenden Sektionsergebnisse vom 1. Tage nach erfolgter Eiablage zeigen (Tab. 15).

TAB. 15. Eizahl von *Phaenocarpa* und *Pseudeucoila* pro Wirtslarve bei gleichzeitiger Infektion.

Eier von	Phae.	Pseud.
1. Larve	43	1
2. „	30	0
3. „	2	0
4. „	20	0
5. „	17	1
6. „	6	3

Die Sektionsbefunde der fünf folgenden Tage nach der Eiablage zeigten nun aber, dass bei Gegenwart eines *Pseudeucoila*-Keimes die *Phaenocarpa*-Eier sich nicht entwickeln, während die Entwicklung von *Pseudeucoila* normal vor sich geht. Während schon am zweiten Tage nach der Eiablage Larven von *Pseudeucoila* gefunden wurden, konnten im Kontrollversuch mit *Phaenocarpa* allein erst am vierten Tage nach erfolgter Eiablage die ersten Larven gefunden werden, ebenso in Wirtslarven des „Konkurrenzversuches“, die von *Pseudeucoila* nicht infiziert worden waren.

Eine grosse Zahl der *Phaenocarpa*-Eier aller Versuchsserien und Kontrollen wurden schon am zweiten Tage nach der Eiablage bräunlich und dadurch undurchsichtig. Ob es sich hierbei um eine vom Wirt verursachte Kapselbildung handelt, wurde nicht näher untersucht. Es könnte sich aber nach den Feststellungen von SCHNEIDER (1950) an den Eiern der Schlupfwespe *Diplazon fissorius* in der Schwebfliege *Epistrophe balteata* um eine Abwehrreaktion des Wirtstieres gegenüber seinem Parasiten handeln. Die dünne, zähe, braune und kernlose Kapsel wird nach Schneider durch eine Lymphozytenanlagerung an die Eischale hervorgerufen. Die Embryonalentwicklung wird dadurch in der Regel nicht unterbunden, hingegen vermögen die Larven nicht mehr aus der Schale zu schlüpfen. Ob die Abwehrreaktion in ältern Wirtslarven rascher und ausgiebiger erfolgt, wurde für *Phaenocarpa* nicht untersucht. Die lange Embryonalentwicklung von *Phaenocarpa* (die Larven schlüpfen bei 25° C wie erwähnt erst am vierten Tage nach der Eiablage) wirkt sich ungünstig aus für den Parasiten, da die Kapselbildung schon am zweiten Tage erfolgt. Bei *Pseudeucoila* konnte nie etwas Ähnliches konstatiert werden.

Die Eier sind bedeutend grösser, und die Larven schlüpfen schon am zweiten Tage nach erfolgter Eiablage. Ein Zusammenhang zwischen Zahl der Eier pro Wirt und Kapselbildung konnte nicht gefunden werden. SCHNEIDER (1950) gibt für *Diplazon fissorius* in *Epistrophe balteata* an, dass bei grosser Eizahl pro Wirt die Kapselbildung lückenhaft werde und dadurch dem Parasiten eine Chance entstehe, dass also der Parasitierungserfolg dadurch steige. Diese bräunlichen Eier oder Eiklumpen von *Phaenocarpa* können in der lebenden Wirtslarve ohne weiteres beobachtet werden, wie sie von der Hämolymphe bewegt werden. Wie unregelmässig diese Kapselbildung erfolgt, sollen einige Sektionsbefunde aus verschiedenen Zuchten zeigen.

TAB. 16. Sektionsergebnisse aus Wirtslarven, infiziert durch *Phaenocarpa tabida* NEES.

Tage nach Eiablage	Eier normal	Eier bräunlich	Larven lebend	Larven tot
1.	30	—	—	—
	2	—	—	—
	20	—	—	—
2.	8	14	—	—
	—	20 ¹	—	—
3.	—	16 ¹	—	—
	—	25	—	—
	18	—	—	—
	—	20	—	—
	—	14	—	—
4.	—	7	3	—
	—	—	1	—
	—	8	2	—
	—	14	1	—
	—	20	5	2
	—	—	5	17
	—	—	1	2
	—	—	3	—
5.	—	10	2	—
	—	—	1	12
	—	—	2	5
	—	15	5	3
	—	10	—	—
	—	—	—	—

Aus den in Tab. 16 zusammengestellten Sektionsergebnissen wird ersichtlich, dass ohne feststellbaren Grund alle *Phaenocarpa*-Eier absterben oder aber nur einige davon, oder dass gar alle zur Entwicklung gelangen können. In diesem Falle finden sich nur lebende oder tote Larven, aber keine bräunlichen Eier. Die bräunliche Kapselbildung hängt keineswegs mit dem Vorhandensein

¹ Bei Vorhandensein einer lebenden *Pseudeucoila*-Larve.

eines andersartigen Parasitenkeimes zusammen. Auch ist nicht sicher, ob die von bräunlichen Kapseln eingehüllten Eier auch tot sind. Leere bräunliche Hüllen konnten allerdings keine gefunden werden. Die Reduktion der Parasitenlarven auf eine pro Wirt ist am fünften Tage nach erfolgter Eiablage noch in vollem Gange.

Von den 70 Wirtslarven des Konkurrenzversuches (S. 242) starben 3 ab, 29 wurden seziert. Von diesen enthielten sechs nur *Pseudeucoila*-Eier oder -Larven und 14 nur *Phaenocarpa*-Eier oder -Larven, während sieben beiderlei enthielten, wobei die *Phaenocarpa*-Keime offenbar im Ei abgestorben waren. Zwei Wirtslarven waren nicht infiziert. Von den 38 bei 25° C weiter gezüchteten *Drosophila*-Larven starben 13 im Puppenstadium ab, während sich in fünf Puparien *Pseudeucoila*-Imagines entwickelten und in zwanzig Puparien Larven von *Phaenocarpa*. Von diesen entwickelten sich 19 zu Vollarven und traten dann in Diapause, während eine sich weiter entwickelte und am 17. Tage nach der Eiablage schlüpfte; es war ein Weibchen.

Zusammenfassend stellen wir fest, dass unter Umständen die Wirtslarven von beiden Parasiten, *Pseudeucoila* und *Phaenocarpa*, zugleich infiziert werden, wobei *Phaenocarpa* viel massiver überinfizieren kann als *Pseudeucoila*. Aus Versuchsordnung und Ergebnis ist jedoch zu schliessen, dass diese Doppelparasitierung nur künstlich zustande gekommen ist durch die Massierung der eierlegenden Wespen auf relativ wenig Wirtslarven.

In Wirtslarven, die von beiden Parasitenarten mit Eiern beschickt worden waren, wurden immer nur diejenigen von *Pseudeucoila* in Entwicklung begriffen vorgefunden. Die *Phaenocarpa*-Eier waren immer bräunlich eingekapselt, die Entwicklung war nie über das Embryonalstadium hinaus gelangt.

Als Grund für das Unterliegen der *Phaenocarpa*-Keime mag, wie oben erwähnt, von Bedeutung sein, dass die *Pseudeucoila*-Larve bei 25° C Zuchttemperatur schon am zweiten Tage nach der Eiablage aus den Eihüllen schlüpft, die *Phaenocarpa*-Larve aber offenbar immer erst am vierten Tage. Das Absterben der *Phaenocarpa*-Eier wird vermutlich durch Stoffe verursacht, die von der *Pseudeucoila*-Larve abgegeben werden (vielleicht im Zusammenhang mit der Elimination arteigener Konkurrenten), während die bräunliche Kapselbildung wahrscheinlich als Abwehrreaktion gegen Fremdkörper durch Wirtsstoffe gebildet wird.

In diesem Zusammenhange sei hier noch ein von CAUDRI (1941) zitierter Fall von Multiparasitismus erwähnt. *Calliphora*-Arten werden auch von einem Ektoparasiten, einer Zehrwespe *Mormoniella vitripennis* (JACOBI 1938) parasitiert. Bei Anwesenheit mehrerer Arten anderer Parasitenlarven (Braconide, Cynipide) in derselben Fliegenlarve gewinnt immer die Chalcidide *Mormoniella*.

IX. VORKOMMEN VON *PSEUDEUCOILA BOCHEI* UND *PHAENOCARPA TABIDA* IN DER SCHWEIZ.

1. *PSEUDEUCOILA BOCHEI* WELD.

Das Ausgangsmaterial für meine Untersuchungen habe ich, wie einleitend erwähnt worden ist, von Herrn P.-D. Dr. HANS GLOOR, Zürich, erhalten. Diese ersten Wespen stammten von Fängen in ausgehängten Fangflaschen von Ascona (Tessin) und Kulm (Aargau). Ich habe in den Sommern 1945 und 1946 Fangflaschen mit Futter an verschiedenen Orten der Schweiz im Freien regengeschützt aufhängen lassen. Dieses auf diese Weise gesammelte Material wurde im Thermostaten bei 25° C gehalten und die Nachzucht kontrolliert. Aus der grossen Mehrzahl der Flaschen erhielt ich nur *Drosophilae*. Das Nachzuchtergebnis aus parasitierten Flaschen war meistens gering, nur in einem Falle erhielt ich aus einer Fangflasche mehr als Hundert *Pseudeucoilae*. Zu diesen Fängen kommen die Ergebnisse der grossangelegten Arbeit von BURLA¹ (1951) über die *Drosophila*-Arten der Schweiz. Bei seinen Fängen stellten sich natürlich auch die *Drosophila*-Parasiten ein. Im Folgenden sind die Fundorte in alphabetischer Reihenfolge aufgeführt und auf Abb. 17 mit schwarzen Kreisen eingetragen.

F u n d o r t l i s t e: Ascona (Tessin), Baden (Aargau), Galmitz (Fribourg), Gonten (Appenzell), Kulm (Aargau), Liestal (Baselland), Nussbaumen (Thurgau), Sarnen (Obwalden), Scherzingen (Thurgau), Zürich-Höngg.

Es fiel mir auf, dass sich alle Fänge auf die Monate Mai bis Juli verteilten. Ich habe in einem grossen Obstgarten in Zürich-Höngg während mehrerer Jahre die Beobachtung gemacht, dass sobald die ersten Obstsorten (Pflaumen, Äpfel) zu reifen beginnen, die ausgehängten Fangflaschen ihre Anziehungskraft verlieren und zwar auch weitgehend für die *Drosophila*-Arten. Fangflaschen wurden jeweils vom April bis November ausgehängt.

Aus den wenigen Fundorten darf aber wohl geschlossen werden, dass *Pseudeucoila bochei* WELD in der Schweiz, wenn auch nicht gerade häufig, so doch verbreitet vorkommt.

2. *PHAENOCARPA TABIDA* NEES.

Phaenocarpa tabida NEES ist verglichen mit *Pseudeucoila* viel häufiger in den Fangflaschen aufgetreten, wie die Fundortsliste zeigt. Auf Abb. 17 sind die Fundorte mit gewöhnlichen Kreisen angegeben. Die Fänge erstrecken sich über die Monate Mai bis Oktober, *Phaenocarpa* ist also auch noch zur Zeit

¹ Für seine Angaben spreche ich Herrn Dr. H. BURLA, Zürich, den besten Dank aus.

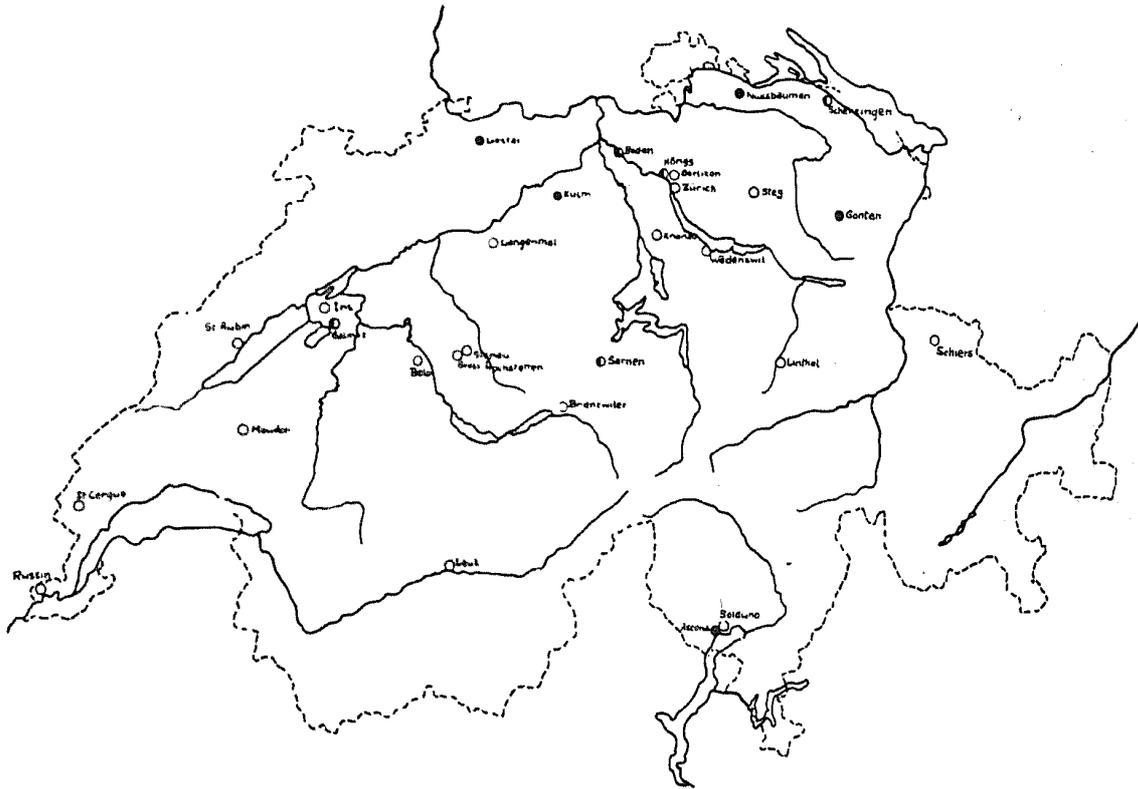


Abb. 17. Fundorte von *Pseudeucoila bochei* WELD (schwarze Kreise), von *Phaenocarpa tabida* NEES. (weisse Kreise) und von beiden zusammen (halb schwarz/weisse Kreise).

der Obstreife in den Fangflaschen aufgetreten. Die Fundorte verteilen sich auf Höhenlagen von 200 m (Solduno) bis 1000 m (St. Cergue).

Fundortliste: Baden (Aargau), Belp (Bern), Brienzwiler (Bern), Galmitz (Fribourg), Gross-Höchstetten (Bern), Ins (Bern), Knonau (Zürich), Langenthal (Bern), Leuk (Wallis), Linthal (Glarus), Moudon (Waadt), Oerlikon (Zürich), Russin (Genève), Sarnen (Obwalden), Scherzingen (Thurgau), Schiers (Graubünden), Signau (Bern), Solduno (Tessin), St. Aubin (Neuenburg), St. Cergue (Waadt), Steg (Zürich), Wädenswil (Zürich), Zürich-Höngg und Zürich-Stadtgebiet.

X. SCHLUSSZUSAMMENFASSUNG.

1. Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der entomophagen Cynipide *Pseudeucoila bochei* WELD, die die Larven verschiedener *Drosophila*-Arten, auch die der Taufliege *Drosophila melanogaster* MEIG., als Wirte benützt. Es handelt sich um eine Art, die für Europa noch nicht beschrieben worden ist, und deren Biologie nur teilweise von nordamerikanischen Funden bekannt ist. Im Laufe der Untersuchungen stellte es sich heraus, dass die von WELD (1944) für Nordamerika beschriebene Art mit der von uns

- untersuchten identisch ist, deshalb wird die Namengebung von WELD verwendet.
2. Eine Beschreibung mit verschiedenen Abbildungen von *Pseudeucoila bochei*, gewonnen an schweizerischem Material, enthält die wesentlichen Merkmale.
 3. Die Zucht von *Pseudeucoila bochei* im Laboratorium auf *Drosophila melanogaster* als Wirt wird eingehend beschrieben.
 4. Der Kopulationsakt wird beschrieben. Die Männchen vermögen die Weibchen mittels ihrer Antennen zu erkennen. Werden die Antennen amputiert, findet keine Kopulation statt, offenbar weil die Rhinarien, die sich auf den Antennengliedern befinden, zur Orientierung notwendig sind. Eine halbe Antenne jedoch genügt noch zum Erkennen eines Weibchens, eine Kopulation findet statt. Die Verletzung bei der vollständigen Amputation der Antennen ist für das Ausbleiben der Kopulation nicht massgebend.
 5. Die Weibchen finden ihre Wirte durch geruchliche Orientierung. Für die Orientierung auf grössere Distanz ist der Geruch des Wirtslarvenfutters entscheidend. Die Weibchen vermögen das Futter auch ohne Mithilfe der Augen im Dunkeln zu finden. Für die Nahorientierung, d.h. für das Auffinden der Wirtslarven im Futterbrei, sind die Antennen massgebend, doch nicht allein. Weibchen mit völlig amputierten Antennen finden die Wirtslarven im Futter immer noch und belegen sie mit Eiern. Offenbar besitzen sie auch Chemorezeptoren an den Kiefertastern, wie dies für andere „Schlupfwespen“-Arten nachgewiesen ist.
 6. *Pseudeucoila bochei* beginnt mit der Legetätigkeit sofort nach dem Schlüpfen, auch wenn sie unbesamt geblieben ist. Obwohl sich in einer Wirtslarve immer nur ein Parasit voll zu entwickeln vermag, legen die Wespen gelegentlich mehrere Eier in ihren Wirt, besonders bei geringer Populationsdichte desselben. Dieses Belegen einer Wirtslarve mit mehreren Eiern wird als Überinfektion bezeichnet. In Versuchen wird festgestellt, dass die eierlegenden Wespen schwach infizierte Wirtslarven von nicht infizierten offenbar nicht zu unterscheiden vermögen. Erst stark mit Eiern belegte Wirte werden nicht mehr beachtet. Die Sektion von Wirtslarven einer Zucht zeigt, dass die Eier zufallsmässig auf alle Wirtslarven verteilt werden. Dabei wird aufs Mal immer nur ein Ei abgelegt. Die Eier werden in 95 % der Fälle in die Körperhöhlen des hintern Drittels der Wirtslarven gefunden. Diese Lokalisation hängt mit der Stellung der Wirtslarven im Futterbrei zusammen, die das Hinterende mit den Stigmen häufig an die Futteroberfläche strecken, während der Vorderteil tief im Futter steckt.
- Es zeigt sich im Versuche, dass *Pseudeucoila* auch in abgetötete Wirtslarven Eier legt, sofern diese im Futterbrei liegen. Als Abtötungsmittel werden Äthyläther und Erwärmung verwendet. Ebenso werden junge *Calliphora*-Larven, die auf *Drosophila*-Futter verbracht worden sind, von *Pseudeucoila* mit Eiern belegt. Diese entwickeln sich zunächst weiter, sterben aber

vor Beendigung der Embryonalentwicklung ab. Diese Versuche zeigen, dass es nicht allein wirtsspezifische Stoffe sind, die die Wespen zur Eiablage stimulieren.

7. *Pseudeucoila bochei* lässt sich im Laboratorium ausser auf *Drosophila melanogaster* auch auf den Arten *funebri*, *littoralis* und *kydei* leicht züchten. Die Grösse der Parasiten aus diesen Wirten ist entsprechend der Wirtsgrosse beträchtlicher. Ferner gelingt die Zucht auf *Drosophila phalerata*, *busckii* und *subobscura*, wenn auch weniger leicht als auf *melanogaster*. Die Entwicklungszeit des Parasiten scheint von der Entwicklungszeit des Wirtes abzuhängen. In Zuchten auf den grösseren *Drosophila*-Arten, deren Entwicklungszeit einige Tage länger ist als diejenige von *Drosophila melanogaster*, dauert die Entwicklung des Parasiten ebenfalls etwas länger als auf *Drosophila melanogaster*. Diese Verzögerung hängt mit der etwas späteren Verpuppung des Wirtes zusammen.

Eine Zucht auf einer andern Fliegengattung als *Drosophila* ist bis jetzt nicht gelungen.¹ In Mischpopulationen scheint keine Vorliebe für eine bestimmte *Drosophila*-Art zu bestehen.

Die Zucht auf lebensfähigen Mutanten von *Drosophila melanogaster* gelingt ohne weiteres.

8. Die Entwicklung des Parasiten bei 25° C Zuchttemperatur wird genau beschrieben. Die Embryonalzeit dauert im Minimum 35—40 Stunden, die larvale Entwicklung weitere 110 Stunden. Larvenstadien lassen sich nicht mit Sicherheit feststellen, da keine Häutungen beobachtet werden können. Gestaltsveränderungen und Grössenzunahmen lassen aber den Schluss zu, dass es wahrscheinlich deren drei sind. Das Ei und die Larvenstadien im Alter von 48, 72, 96, 120, 144 und 168 Stunden nach der Eiablage sind abgebildet worden. Nach 400 Stunden, also am Ende des 17. Tages von der Eiablage an, beissen die ersten Männchen ein Loch in das Wirtspuparium und schlüpfen. Die ersten Weibchen erscheinen erst 35—40 Stunden später, d.h. am 19. Tage nach der Eiablage.

Da die Imagines bei 25° C maximal 11 Tage leben, kommt es zu keinem Überlappen der Generationen.

9. Der parasitierte Wirt verpuppt sich normal und gelangt mit der Entwicklung bis zur Histolyse, bis zur Auflösung der larvalen Gewebe während der Metamorphose im Puparium. Dieses Stadium wird immer erreicht und ist offenbar von Wichtigkeit für die Entwicklung des Parasiten. In letalen *Drosophila*-Mutanten (*lgl* und *ltr*), die sich nicht normal verpuppen, kommt der Parasit nicht zur vollen Entwicklung und stirbt ab. Verspätet sich der normale Wirt mit der Verpuppung, z.B. infolge Futtermangel, so verspätet sich auch der Parasit mit seiner Entwicklung.
10. Die Reduktion der Parasitenzahl in überinfizierten Wirtslarven bis auf

¹ Inzwischen gelungen auf *Zaprionus tuberosus*.

einen findet während des ersten Larvenstadiums statt (72—96 Stunden nach Eiablage bei 25° C). Die ausgeschiedenen Parasiten leben noch tagelang, entwickeln sich aber nicht mehr weiter, sie bleiben im „72 Stunden“-Stadium stehen und sterben dann ab. Vermutlich ist eine auf Grund äusserer Veränderungen der Larvengestalt postulierte, aber nicht nachgewiesene Häutung, also der Übergang vom ersten ins zweite Larvenstadium entscheidend. Es wird vermutet, dass bei dieser Häutung Stoffe in den Wirt abgegeben werden, die die Entwicklung der übrigen, noch nicht so weit entwickelten Parasiten blockiert. Die Elimination der Konkurrenten geschieht also wahrscheinlich auf chemischem Wege.

11. Alle drei Larvenstadien des Wirtes werden mit Eiern belegt, das dritte bei Gegenwart von jüngern Stadien allerdings selten. Eine Infektion im dritten Stadium führt häufig nicht mehr zum Erfolg; der Parasit wird mit der Entwicklung nicht mehr rechtzeitig fertig, es entstehen sog. „verspätete“ Parasitenlarven. Normalerweise gelangt der parasitierte Wirt bis zum Beginn der Metamorphose und wird während der Histolyse der larvalen Gewebe vom Parasiten völlig aufgezehrt. Beim Vorhandensein „verspäteter“ Parasitenlarven gelangt jedoch der Wirt über die Histolyse hinaus bis zur Bildung der Imago, stirbt ab und mit ihm meistens auch der Parasit.
12. Die mittlere Nachkommenzahl von *Pseudeucoila bochei* aus Einzelzuchten wurde mit rund 200 ermittelt. Diese Zahl genügt nicht, um auf den Wirt eine effektive biologische Kontrolle auszuüben, dessen optimale Reproduktionsrate, zudem bei halbsolanger Entwicklungszeit, rund 2000 beträgt.
13. Die Geschlechtsbestimmung erfolgt gleich wie bei vielen andern Hymenopteren. Aus befruchteten Eiern entwickeln sich Weibchen, aus unbefruchteten Männchen.
14. Das in Zuchten auftretende Geschlechtsverhältnis wird eingehend untersucht. Schon am ersten Imaginallebenstag werden befruchtete und unbefruchtete Eier gelegt. Die Zahl der bei den Nachkommen auftretenden Männchen schwankt sehr stark, nämlich zwischen 20% und 80% in Einzelzuchten. Im Durchschnitt treten in Einzelzuchten 44% Männchen auf. In gewöhnlichen Zuchtflaschen jedoch 63%. Der Unterschied wird darauf zurückgeführt, dass in Zuchtflaschen immer mehrere Weibchen zur Eiablage angesetzt werden. Unbesamt gebliebene Weibchen können dabei das Geschlechtsverhältnis zugunsten der Männchen verschieben. Dieser Effekt zeigt sich übrigens in allen „Mehr-Weibchen“-Zuchten.
15. Bei Vorhandensein vieler Keime beiderlei Geschlechts in überinfizierten Larven entwickelt sich immer ein Weibchen. In Zuchten mit starker Überinfektion treten deshalb unter Umständen überhaupt nur noch Weibchen in der Nachkommenschaft auf. Es besteht eine deutliche Korrelation zwischen dem Parasitierungsgrad einer *Drosophila*-Zucht und dem daraus re-

sultierenden Geschlechtsverhältnis in der Nachkommenschaft der Parasiten. Je stärker eine Zucht von Parasiten belegt worden ist, desto mehr Weibchen treten in der Nachkommenschaft auf.

Auf Grund von Sektionsbefunden und der Folgen der Überinfektion können von einer Zucht die normalerweise zu erwartenden Resultate, Nachkommenzahl und Geschlechtsverhältnis, ungefähr vorausberechnet werden. Umgekehrt können aber auch aus einem Zuchtergebnis die normalen Voraussetzungen dafür errechnet werden. Daraus ergibt sich eine Kontrollmöglichkeit durch Berechnung ausser einer Kontrollzucht.

16. Der Einfluss der Temperatur auf die Eiablage wurde untersucht und dabei festgestellt, dass die intensivste Legetätigkeit bei $21,5^{\circ}\text{C}$ erfolgt, von 18°C an abwärts und 25°C aufwärts stark abnimmt. Bei 11° und 30°C werden immer noch Larven infiziert, wenn auch ohne Erfolg.
17. Die Entwicklungszeit von *Pseudeucoila bochei* zeigt eine Abhängigkeit von der Temperatur. Bei 13°C Zuchttemperatur beträgt sie im Minimum 58 Tage für die Männchen, die ersten Weibchen schlüpfen 4—5 Tage später. Mit steigender Temperatur sinkt die Entwicklungsdauer bis auf 17 Tage im Minimum für die Männchen bei 25°C , die ersten Weibchen erscheinen nicht ganz zwei Tage später. Ist die Zuchttemperatur noch höher, so wird die Entwicklungszeit wieder etwas länger. Bei 30°C entwickeln sich keine Parasiten mehr.

Die Entwicklungsdauer zeigt bei konstanter Temperatur individuelle Unterschiede. Das Auftreten von Nachzüglern (nach Berechnung zu spät schlüpfende Parasiten) in Zuchten wird als Kontrollmöglichkeit der Zuchtbedingungen angegeben.

18. Bei Zuchttemperaturen von 27°C übersteigen die Ausfälle (abgestorbene Wirte und Parasiten) das normale Ausmass, während die Zahl der noch zum Schlüpfen gelangenden Wespen sinkt. Bei 30°C entsprechen die Ausfälle prozentual der Zahl der in einer Kontrollzucht bei 25°C schlüpfenden Parasiten. Parasiten entwickeln sich keine mehr. Sie sterben im Innern des Wirtes als junge Larven ab, während dieser sich über die Histolyse hinaus bis zur Imago zu entwickeln vermag, aber dann ebenfalls abstirbt. Dieser Ablauf der Entwicklung entspricht demjenigen mit „verspäteten“ Parasitenlarven.

Die Temperatur beginnt von 26°C an aufwärts die Entwicklung des Parasiten merklich zu hemmen, während die Entwicklung des Wirtes noch leicht beschleunigt wird. Die Parasitenlarve bleibt infolgedessen in ihrer Entwicklung in Bezug auf die Entwicklung des Wirtes zurück. Es kommt bei 27°C noch zur Bildung „verspäteter“ Larven, von denen eine Anzahl mit ihrer Entwicklung noch fertig wird. Bei 30°C wird die Verspätung zu gross, es kommen keine Parasiten mehr zur vollen Entwicklung.

- Ein besonders temperaturempfindliches Entwicklungsstadium konnte nicht festgestellt werden.
19. Vorübergehender Einfluss (48 Stunden lang von der Eiablage) von tiefer Temperatur (8° C) hemmt die Parasitenentwicklung in stärkerem Masse als diejenige des Wirtes. Es kommt wieder zur Bildung „verspäter“ Parasitenlarven und grossen Ausfällen.
 20. Spontane auffällige Mutationen wurden bei *Pseudeucoila bochei* keine gefunden.
 21. Als weiterer Larvenparasit von *Drosophila melanogaster* wird die Bracconide *Phaenocarpa tabida* NEES. mit unserer Cynipide *Pseudeucoila bochei* WELD verglichen. Die Zucht des Parasiten gelingt, aber mit geringem Erfolg. Viele *Phaenocarpa*-Larven treten vor der Verpuppung in Diapause, bei *Pseudeucoila* wurde diese Erscheinung nie beobachtet. Die minimale Entwicklungszeit bei 25° C ist bei *Phaenocarpa* für Weibchen und Männchen gleich lang, nämlich 17 Tage (*Pseudeucoila*: für Männchen 17, für Weibchen 19 Tage). Es entwickelt sich ebenfalls immer nur ein Parasit pro Wirt, obwohl häufig noch viel massiver überinfiziert wird als bei *Pseudeucoila*. Zum Schlüpfen benützt *Phaenocarpa* den Deckel des Wirtspupariums, während *Pseudeucoila* ein Loch herausbeisst.
Bei gleichzeitiger Infektion einer Wirtslarve durch *Pseudeucoila* und *Phaenocarpa* kommt immer *Pseudeucoila* zur vollen Entwicklung. Deren Embryonalzeit ist bei 25° C am zweiten Tage beendet, während diese bei *Phaenocarpa* bis zum vierten Tage nach der Eiablage dauert. Die Eier von *Phaenocarpa* werden häufig am zweiten Tage nach der Eiablage bräunlich eingekapselt. Bei dieser Kapselbildung könnte es sich um eine Abwehrreaktion des Wirtes handeln. Bei *Pseudeucoila*-Eiern konnte nie eine solche Bildung festgestellt werden.
 22. Aus Wildfängen wird geschlossen, dass *Pseudeucoila bochei* WELD und *Phaenocarpa tabida* NEES. in der Schweiz verbreitet vorkommen und zwar nördlich und südlich der Alpen in Höhenlagen zwischen 200 und 1 000 m. *Phaenocarpa* ist die häufigere der beiden Arten.

XI. ZITIERTE LITERATUR.

- BOCHE, R. D. 1939. Hymenopteran parasitism of *Drosophila*. *Eucoila drosophilae* Kieffer. *Genetics*, Bd. XXIV, S. 95.
- BRUNOLD, E. 1950. Ueber eine neue Nematodenart der Gattung *Anguillula* aus *Drosophila*-Nährböden. *Vierteljahresschr. d. Naturf. Ges., Zürich*, Jahrg. 95, S. 148.

- BURLA, H. 1951. Systematik, Verbreitung und Oekologie der Drosophila-Arten der Schweiz. Rev. Suisse de Zool., Bd. 58.
- CAUDRI, L. W. D. 1941. The Braconid *Alysia manducator* Panzer in its relation to the Blow-fly *Calliphora erythrocephala* Meig. Diss. Univ., Leiden.
- CAVRO, E. 1928. Description d'un Cynipide nouveau de France (*Eucoila cavroi* Hedicke n. sp.). Bull. soc. entomolog. de France, Paris.
- CLAUSEN, C. P. 1939. The effect of host size upon the sex ratio of hymenopterous parasites and its relation to methods of rearing and colonisation. Journ. New York entomolog. soc., Bd. 47.
- FRÜHAUF, E. 1923. Legeapparat und Eiablage bei Gallwespen (Cynipidae). Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 121.
- HADORN, E. 1937. Hormonale Kontrolle der Puparienbildung bei Fliegen. Naturwiss., Heft. 42.
- 1948. Genetische und entwicklungsphysiologische Probleme der Insektenontogenese. Folia Biotheoretica No. III, Leiden.
- 1948. Gene action in growth and differentiation of lethal mutants of *Drosophila*. Symposia soc. experiment. Biol. No. II, Great Britain.
- und ZELLER, E. 1942. Mutteralter und Fertilität bei *Drosophila*. Arch. Jul. Klaus, Bd. XVII, Zürich.
- HEDICKE, H. 1913. Beiträge zur Kenntnis der Cynipiden. Neue zoophage Cynipiden der indomalayischen Region (*Psichacra* u. a.). Deutsche entomolog. Zeitschr., Berlin.
- 1923. Zur Kenntnis der Cynipiden der Fruchtfliegen. Zeitschr. Schädl. bekämpfung, 1. Jahrg., Berlin.
- HOLDAWAY, F. G. und SMITH, H. F. 1932. A relation between size of host pupario and sex ratio of *Alysia manducator*. Austral. Journ. experiment. Biol. & med. Sci., Bd. 10.
- INABA, F. 1939. Diploid males and triploid females of the parasitic wasp *Habrobracon pactanophora laterale*. Cytologia, Bd. 9.
- JACOBI, E. F. 1938. Ueber Lebensweise, Auffinden des Wirtes und Regulierung der Individuenzahl von *Mormoniella vitripennis* Walker (Syn. *Nasionia brevicornis* Ashm.). Diss. Univ., Leiden.
- JENNI, W. 1947. Beziehung zwischen Geschlechtsverhältnis und Parasitierungsgrad einer in *Drosophilalarven* schmarotzenden Gallwespe (*Eucoila* sp.). Rev. Suisse de Zool., Bd. 54.
- KEILIN, D. und DE LA BAUME PLUVINEL. 1913. Formes larvaires et biologie d'un Cynipide entomophage, *Eucoila keilini* Kieff. Bull. scientif. de France et Belgique, Bd. 47.
- KIEFFER, J. J. 1902. Species des Hymenoptères, VII. Cynipides.
- 1907. Beschreibung neuer parasitischer Hymenopteren aus Zentral- und Nordamerika. Entomolog. Zeitschr., Stuttgart.
- 1914. Cynipidae, aus SCHROEDER, Die Insekten Mitteleuropas, insbes. Deutschlands. Bd. III, Stuttgart.
- KIEFFER, J. J. und DALLA TORRE. 1914. Cynipidae, aus „Das Tierreich“. Berlin.
- LEUENBERGER, FR. 1929. Die Biene. Aarau.
- LINDER, A. 1945. Statistische Methoden für Naturwissenschaftler, Mediziner und Ingenieure. Basel.
- MARTIN, A. 1947. An Introduction to the genetics of *Habrobracon juglandis* Ashm. Cinthiana, Ky., U. S. A.
- MILANI, R. 1947. *Pachineuron vindemmiae* als *Drosophilaparasit*. Dros. Inform. Service, 21.
- PERRON, R. 1949. Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Milbe *Histiostoma genetica* (Stolpe). Diplomarbeit Zool. Inst. Univ., Zürich (unveröffentlicht).

- RIETRA, Ev. 1932. Ueber den Bau und die Lebensweise von *Nemeritis canescens* (Gravenhorst) als Entoparasit der Larven von *Ephestia kühniella* Zeller. Diss. Univ., Leiden.
- SALT, G. 1939. *Trichogramma evanescens* auf *Sitotraga cerealella*. Kosmos, Heft 2.
- 1941. The effects of hosts upon their insect parasites. Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc., Bd. 16.
- SCHMIEDER, R. G. und WHITING, P. W. 1946. Reproductive Economy in the Chalcidoid Wasp *Melittobia*. Genetics, Bd. 32.
- SCHNEIDER, F. 1940. Schadinsekten und ihre Bekämpfung in ostindischen Gambirkulturen. Mitt. Schweiz. Entom. Ges., Bd. 18.
- 1950. Die Abwehrreaktion des Insektenblutes und ihre Beeinflussung durch die Parasiten. Vierteljahresschr. d. Naturf. Ges., Zürich, Jahrg. 95.
- SHEVIREV, J. 1913. The regulation of the sex of their offspring by female Ichneumonidae. Abstr. Rev. appl. Entomol., Bd. 2.
- STUEBEN, M. 1949. Zur Biologie der Chalcidie *Encarsia tricolor*. Biol. Zentralbl., Bd. 68.
- VANDEL, A. 1932. Le sexe des parasites dépend — il du nombre d'individues renfermés dans le même hôte? Soc. entomol. de France, Livre du Centenaire, Paris.
- 1935. Relation entre Sexe d'Hyménoptères parasites et la taille de leurs hôtes. Bull. Soc. entomol. de France, No. 9, Paris.
- WELD, L. H. 1944. Descriptions of new cynipidae including two new genera (Hymenoptera). Proceed. Entomol. Soc., Washington, Bd. 46.
- WHITING, P. W. u. a. Zahlreiche Arbeiten biologischer und genetischer Art an *Habrobracon*-Arten. Ausführliches Literatur-Verzeichnis in MARTIN, A. 1947 (zit.).